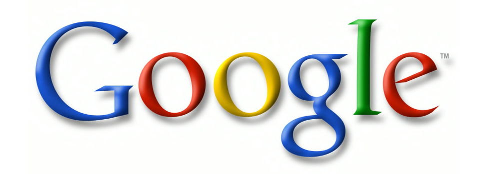


This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

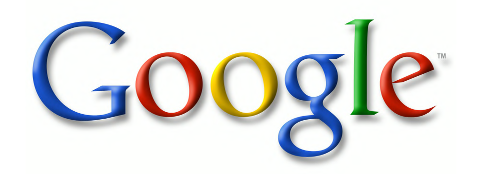
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at http://books.google.com/



Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.



BOSTON
MEDICAL LIBRARY
8 THE FENWAY

ARCHIV

FÜR DIE GESAMMTE

PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. E. F. W. PFLÜGER,

ORD. ÖFFENTL. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT
UND DIRECTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES ZU BONN.

ZWEIUNDVIERZIGSTER BAND.
MIT 9 TAFELN UND 34 HOLZSCHNITTEN.

BONN, 1888.

VERLAG VON EMIL STRAUSS.

B. H.
412. i78
Apr. 24. 1608

Inhalt.

[illegible]

Seite

Seite

(Aus dem physiologischen Institut zu Königsberg i. Pr.)

Untersuchungen über die Polarisation der Muskeln und Nerven.

Von

L. Hermann.

Die von Peltier 1834 entdeckte Polarisation thierischer Theile ist eine noch ziemlich wenig bekannte Erscheinung. Du Bois-Reymond, welcher schon 1848 erkannt hatte, dass diese Polarisation sich auf die ganze Länge der durchflossenen Strecke vertheilt, ist leider bei der weiteren Untersuchung, obgleich dieselbe zu werthvollen Arbeiten über eine Reihe von früher unbekannten Polarisations- und Widerstandserscheinungen Anlass gab, durch einen verhängnissvollen Irrthum von der Beantwortung grade der nächstliegenden Fragen abgelenkt worden. Bei der Verwendung übermässig starker, kurze Zeit geschlossener Ströme erhielt er nämlich gleichgerichtete Nachströme, welche er merkwürdigerweise für den Ausdruck einer abnormen „positiven" Polarisation hielt, und zur Auffrischung seiner molecularen Theorie des Electrotonus benutzen zu können glaubte. Diese Erscheinung, welche, wie ich für Muskel und Nerv, und für den ersteren gleichzeitig auch Hering, auf das Bestimmteste bewiesen haben, mit Polarisation nicht das Geringste zu thun hat, sondern der Actionsstrom der anodischen Oeffnungserregung ist, bildete für du Bois-Reymond fortan fast den einzigen Gegenstand der Untersuchung, und die eigentliche Polarisation wurde nicht weiter aufgehellt, da ja natürlich der vermeintliche Antheil der neuen „positiven" Polarisation das Hauptinteresse auf sich concentrirte.

Nach der Widerlegung jenes Irrthums erschienen die nach

einer Durchströmung im Muskel oder Nerven auftretenden galvanischen Wirkungen ihrem Sinne nach so vollständig klar und durchsichtig, dass dies Gebiet mit Einschluss der von mir festgestellten extrapolaren Nachwirkungen des Nerven und Muskels[1]), in ebenso kurzen Sätzen, wie die electromotorischen Erscheinungen bei nicht durchströmten ruhenden oder thätigen Organen dargegestellt werden kann.

Aber noch so gut wie Nichts wissen wir über die Grösse der Polarisation, ferner über ihre Abhängigkeit von Stromintensität, Durchströmungswinkel, Temperatur und vieles Andere. Ausserdem ist noch eine fundamentale Frage bisher nicht endgültig entschieden. Du Bois-Reymond erklärt die („negative") Polarisation für eine „innere", d. h. auf die ganze Länge der durchflossenen Strecke gleichmässig vertheilte, und vergleicht sie mit der inneren Polarisation von Halbleitern, welche mit Electrolyten getränkt sind oder von Electrolyten, in welchen metallische Leiter suspendirt sind. Den Beweis sieht er darin, dass auch kleine Abschnitte der durchflossenen Strecke den Polarisationsstrom zeigen. Ich selber machte darauf aufmerksam[2]), dass keine Thatsachen vorliegen, welche dagegen sprechen, diese intrapolare Polarisation einfach von der Ausbreitung der Anoden- und Cathodenfläche über die Faser herzuleiten, d. h. von demselben Umstand, welcher den Electrotonus bedingt. Jedoch könnte daneben immerhin eine wirklich „innere", oder wie wir sie besser nennen, Infiltrationspolarisation bestehen, nur ist sie bisher nicht nachgewiesen. Hering geht in seiner, fast gleichzeitig mit der meinigen erschienenen Arbeit[3]) noch weiter. Er leitet die du Bois'sche Angabe von der intrapolaren Polarisation aus Irrthümern her, welche durch sehnige Inscriptionen, Endigungen „kurzer" Fasern, Krümmungen u. dgl. hervorgerufen sind, und behauptet, dass die intrapolare Polarisation beim Muskel nicht existire, soweit nicht die Electrodenstellen selber mit abgeleitet werden. Er bestreitet also positiv jede „innere" Polarisation, wenigstens des Muskels. Ueber den Nerven hat er sich bisher nicht ausgesprochen; ich bin überzeugt, er wird hier zur Erklä-

1) Dies Archiv Bd. 33, S. 133.

2) Dies Archiv Bd. 33, S. 141 ff.

3) Sitzungsber. d. Wiener Acad. Math.-naturw. Kl. 3. Abth. Bd. 88, S. 448 ff.

rung der Erscheinungen die electrotonische Ausbreitung der Anoden- und Cathodenflächen der Fasern nicht entbehren können, von welcher er für den Muskel keinen Gebrauch macht.

Mit den hier kurz angedeuteten und vielen verwandten Fragen habe ich mich seit Anfang 1884 in Zürich und Königsberg eingehend beschäftigt, und lege im Folgenden meine Ergebnisse vor. Ich habe zunächst stets die ganze durchflossene Strecke zur Ableitung gebracht, weil nur so wirklich vergleichbare Werthe erlangt werden können, und ferner durch Beschränkung auf schwache Ströme und nicht allzukurze Schliessungen die oben erwähnte Fehlerquelle, nämlich den Actionsstrom der Oeffnungserregung, zu vermeiden Sorge getragen.

Versuchsmethoden im Allgemeinen.

Um vergleichbare Werthe für Polarisationsgrössen zu erhalten, muss man stets die Intensität des polarisirenden Stromes feststellen. Der Quotient aus der electromotorischen Kraft der Polarisation P und der Intensität J, also $Q = P/J$ (ich werde Q als „Polarisationsquotient" bezeichnen), ist ein Maass, welches an Werth gewinnen würde, wenn an einem gegebenen Object P proportional J, also Q eine Constante wäre. Der Polarisationsquotient hat, wie man leicht sieht, die Dimension eines Widerstandes, und ist, wenn P in Volt und J in Ampère gegeben ist, in Ohm ausgedrückt.

Ein zweites Verfahren, um die Polarisationsgrösse festzsutellen, bestände darin, den Leitungswiderstand des Objects einmal mit constantem Strom, also mit Einschluss des durch Polarisation bedingten sog. Uebergangswiderstandes, und einmal mit Ausschluss der Polarisation, z. B. mit Wechselströmen, zu messen, d. h. wenn der Widerstand im ersteren Falle Φ', im zweiten Falle Φ ist, die Grösse $\Phi' - \Phi$ zu bestimmen.

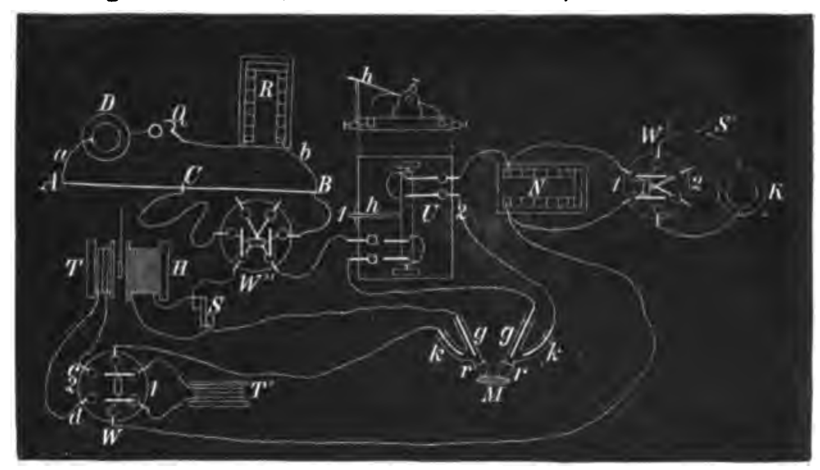
Ich werde nun beweisen (s. Anhang I), dass stets $\Phi' - \Phi = Q$ sein muss. Beide Methoden müssten also genau gleiches Resultat geben, wenn es bei der ersten gelänge, den vollen Betrag der rasch abnehmenden Polarisation nach der Oeffnung messend abzufangen, und bei der zweiten, durch die Wechselströme den Einfluss der Polarisation völlig zu eliminiren. Beides ist höchstens annähernd der Fall, beide Methoden werden demnach zu kleine Werthe für die specifische Polarisirbarkeit ergeben. Immerhin werden aber

diese Werthe als Minimum-Bestimmungen, und ferner für Vergleichungen von Wichtigkeit sein. Wir werden später auf einem Umwege uns den wahren Werthen mehr zu nähern im Stande sein.

I. Versuche mit Bestimmungen von $Q = P/J$.

Der polarisirende Strom wird dem thierischen Object durch zwei Röhrenelectroden zugeleitet; seine Intensität kann durch Einschaltung einer Hülfsrolle von verschwindendem Widerstand gemessen werden. Den Thonspitzen der Electroden liegen, nach dem von mir schon früher angewandten Verfahren[1]), diejenigen zweier anderen an, welche dem Boussolkreis angehören; die Umschaltung geschieht durch Umlegen einer gut isolirenden Wippe; die electromotorische Kraft des Polarisationsstromes wird durch Compensation in sogleich anzugebender Weise bestimmt. Wie man sieht, sind ausser dem thierischen Object noch zwei kurze Thonstrecken beiden Kreisen gemeinsam; indess ist die geringe innere Polarisation derselben verschwindend klein gegen diejenige des thierischen Theiles (s. z. B. unten sub 9).

Statt der 4 Röhrenelectroden bediene ich mich in neuerer Zeit einer bequemeren Electrodenform, welche schon zu den Versuchen des Herrn Franz Boll[2]) gedient hat. Indem ich auf Anhang III verweise, erwähne ich hier nur, dass die die Thon-



Figur 1.

1) Vgl. dies Archiv Bd. 33, S. 128.

2) Ueber den Einfluss der Temperatur auf den Leitungswiderstand und die Polarisation thierischer Theile. Mit 1 Tafel. Dissert. Königsberg 1887.

spitze tragende Röhre sich nach oben gabelt, und in jedem Aste der Gabel einen amalgamirten Zinkdraht trägt; der eine dieser Drähte *k* ist Ketten-, der andere *g* Boussolelectrode; dem Muskel *M* liegen also nur zwei Thonspitzen an, welche alternirend in den Ketten- und den Boussolkreis eingeschaltet werden, und zwar mit getrennten Metallelectroden.

Will man brauchbare Messungen anstellen, so muss man, wenigstens für kurze Schliessungen, bei welchen die Polarisation sich nur schwach entwickelt, den Gebrauch sehr starker Ströme durchaus vermeiden, um den Oeffnungsactionsstrom, wie oben hervorgehoben, zu umgehen. Ich beschränkte mich daher in der Mehrzahl der Versuche auf Ströme von 1 Dan. mit Nebenschliessung. Natürlich muss hierbei die Unterbrechung des Kettenkreises nicht etwa zwischen Kette und Nebenschliessung, sondern zwischen letzterer und thierischem Theile geschehen, weil sonst die Nebenschliessung beim Umlegen auf Boussolschluss eine Nebenschliessung zur Boussole bilden würde. Die Schliessungszeiten wurden mit dem Metronom, und für längere Schlüsse mit der Uhr regulirt.

Bei jedem Einzelversuch findet eine Messung der Intensität des polarisirenden Stromes, und eine Messung des Polarisationsbestandes statt.

1. Die Messung der Intensität erfolgt jedesmal erst nach Vollendung des Polarisationsversuches. Auf dem Boussolschlitten (s. Anhang III Nr. 1) steht ausser der zu den Hauptversuchen dienenden Hydrorolle *H* (Fig 1) eine Thermorolle *T*, welche für schwache Ströme auf Null (d. h. unmittelbar auf den Dämpfer geschoben), für starke in grösseren Abstand vom Magneten gebracht wird. Die Wippe *W* liegt während des Hauptversuches auf 1 (*T'* ist eine zweite Thermorolle behufs der allerdings unnöthigen Ausgleichung des Widerstandes), und wird für die Intensitätsmessung auf 2 gelegt, und nun bei geschlossenem Boussolschlüssel *S* die Wippe *U* auf Kettenschluss, d. h. nach 2 umgelegt. Die beobachtete Ablenkung ist in den Tabellen mit *i* bezeichnet. Um aus *i* die Intensität *J* zu ermitteln, dient folgendes Verfahren: Nach Beendigung der ganzen Versuchsreihe wird ein Strom von bekannter Intensität durch *T* geleitet. Hierzu wird durch eine bequeme Umschaltung der Hauptkreis des Compensators benutzt, indem bei *a* und *b* die Drähte abgenommen und dafür die Drähte *c* und *d* angesetzt werden. In den Stöpselrheostaten *R* wird so

viel Widerstand aufgenommen, dass der Gesammtwiderstand des Kreises (incl. des ein für allemal bekannten des Elementes, der Leitung und der Thermorolle) 10000 Ohm, für entferntere Aufstellungen der Rolle *T* 1000 Ohm beträgt. Mit dem Daniell'schen Elemente *D* beträgt also die Intensität 0,1, resp. 1 Milli-Ampère, woraus sich leicht der Werth jedes Scalentheils der Ablenkung *i* in M.-A. und so der Werth *J* berechnen lässt. In den unten angeführten Beispielen sind diese Hülfsbestimmungen weggelassen worden. (Vgl. auch unten die Anmerkung zu Beispiel 9.)

2. Den Polarisationsbestand aus den Grössen der ersten Ablenkung zu entnehmen[1]), ist für grössere Strombereiche unzulässig. Erstens sind die Ablenkungen bei verschiedenen Polarisationsströmen zu ungleich, um an derselben Scala gemessen zu werden; bei stärkeren Strömen wird meist die Scala aus dem Gesichtsfelde geworfen. Zweitens aber nimmt die Polarisation während der Ablenkung selber ab, kann also nicht dieser proportional gesetzt werden, sondern die stärkeren Ablenkungen sind mehr durch Depolarisation beeinträchtigt als die schwächeren. Endlich macht es unser Vorhaben, absolute Grössen zu bestimmen, wünschenswerth, dass jeder Polarisationsbestand möglichst direct durch Compensation bestimmt werde. Da aber während des Abtastens am Compensator die Polarisation stark abnimmt, so müssen die Compensatorstellungen bereit gehalten, und durch fortwährendes Wiederherstellen des Kettenschlusses und Wiederumlegen auf Boussolschluss corrigirt werden. Ist der bereit gehaltene Compensatorstand zu niedrig, so erfolgt eine doppelsinnige Ablenkung, nämlich zuerst im Sinne der unzureichend compensirten Polarisation, dann (in Folge der Depolarisation) im Sinne des Compensatorstromes. Man hat also den Compensatorstrom unter beständiger Wiederherstellung des polarisirenden Stromes so lange zu verstärken, bis die doppelsinnige Ablenkung eben in eine einsinnige sich verwandelt. Bei erreichter Compensation sieht man zuerst einen kurzen Stillstand und dann Weggang der Scala im Sinne des Compensationsstromes. Natürlich erfolgen die Verstellungen

---

1) Dies that Tigerstedt in einer allerdings nur Nerven und schwache Ströme betreffenden Arbeit (Mittheil. aus d. physiol. Labor. in Stockholm. Heft 2, S. 3, 1882), bei welcher ausserdem keine absoluten Werthe bestimmt wurden.

des Compensators immer während der kurzen Erneuerungen des Kettenschlusses.

Allein diese Erneuerungen sind nicht ganz unbedenklich, da es nicht sicher ist, ob sie grade den gesuchten Normalbestand der Polarisation, d. h. nicht weniger oder mehr, wiederherstellen. Dieser Fehler wird sehr vermindert, wenn die Hauptschlusszeit recht lang, z. B. 5 Minuten war; für den so erreichten hohen Polarisationsbestand sind kleine Variationen in den erforderlichen Wiederherstellungszeiten von sehr geringem Belang; immerhin ist die Bestimmung des Polarisationsbestandes, selbst bei grosser Uebung, die das Beste thun muss, mit erheblichen Ungenauigkeiten verbunden.

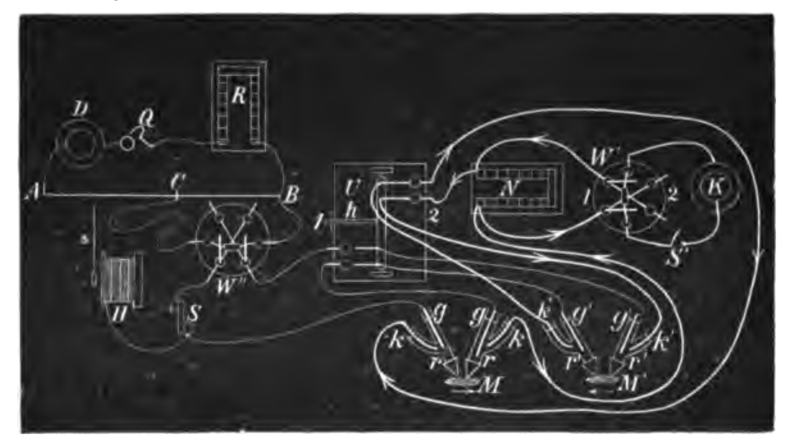
Beachtenswerth ist die Erfahrung, dass selbst kurze Schliessungen den Polarisationsbestand viel rascher wiederherstellen, als er im offenen Kreise verschwindet; man kommt also mit kurzen Wiederschliessungen aus. Der Magnet braucht eine gewisse Zeit, um vom letzten Compensirversuch zur Nullstellung zurückzukehren; man darf nicht während dieser ganzen Zeit den Kettenkreis geschlossen lassen; daher ist es besser, den Magnet durch Absperren der Boussole auf Null zu führen, und erst jetzt den Kettenkreis kurz zu schliessen. Wer diese Versuche wiederholt, wird sich von der Nützlichkeit all dieser Bemerkungen überzeugen.

Die Fig. 1 wird im Uebrigen kaum einer Erläuterung bedürfen. *U* ist der Umschalter, welcher durch das Uebergewicht des Hebelchens *h* beständig auf 1, d. h. auf Boussolschluss liegt und durch Heben von *h* auf Kettenschluss (2) umgelegt werden kann. Für längere Kettenschlüsse wird *h* durch einen kleinen Vorreiber in Lage 2 festgestellt. — *ADBW''* sind die bekannten Theile der Compensationsvorrichtung, ferner *K* die Kette, *W'* ein Stromwender, *N* ein Rheostat oder Rheochord als Nebenschliessung, welcher für stärkere Ströme wegfällt.

Sehr zweckmässig ist es, vollkommen regelmässig bei jedem Versuch die Richtung des polarisirenden Stromes (mittels *W'*) zu wechseln. Die Polarisation verschwindet nämlich nie ganz vollständig, oder es wären hierzu unverhältnissmässig lange Pausen nöthig. Die hieraus entstehenden Fehler compensiren sich möglichst durch Alterniren mit der Stromrichtung. Bei Versuchen mit steigender oder abnehmender Stromstärke entsteht dabei allerdings ein anderer Fehler. Die in Rechnung gezogene Polarisation durch

einen Strom setzt sich nämlich zusammen aus der Depolarisation des vorgefundenen Restes und der neuen Polarisation. Jener Rest ist aber bei steigenden Stromstärken kleiner als bei abnehmenden. In der That erscheinen daher die Polarisationsquotienten für gegebene Stromstärken im ersteren Falle kleiner als im letzteren. Man thut daher gut, in solchen Versuchen mit der Stromstärke vom Maximum aus wieder in gleichem Gange herabzugehen, und als Normalwerthe die Mittelwerthe aus je zwei correspondirenden Versuchen zu berechnen.

Von grosser Wichtigkeit ist es für manche Zwecke die Polarisation zweier vom gleichen Strom durchflossener Objecte unmittelbar vergleichen zu können. Das bei weitem sicherste Verfahren hierzu ist das von mir schon vor vielen Jahren[1]), und neuerdings auch von Herrn Boll[2]) benutzte, beide Objecte hintereinander im gleichen Kreise durchströmen zu lassen, und sie unmittelbar darauf so in den Boussolkreis umzuschalten, dass sie nun mit ihren Polarisationen gegen einander wirken. Absolute Gleichheit der Stromintensität, Schlussdauer und Uebertragungszeit sind hier garantirt, und die electromotorischen Kräfte der Polarisation werden direct verglichen. Zu diesem Verfahren diente die Anordnung Fig. 2. Es ist leicht zu sehen, dass die beiden Objecte *M* und *M'* bei Boussolschluss (*U* auf 1) gleichsinnige Ablenkung geben, wenn beide gleichsinnig (z. B. von links nach



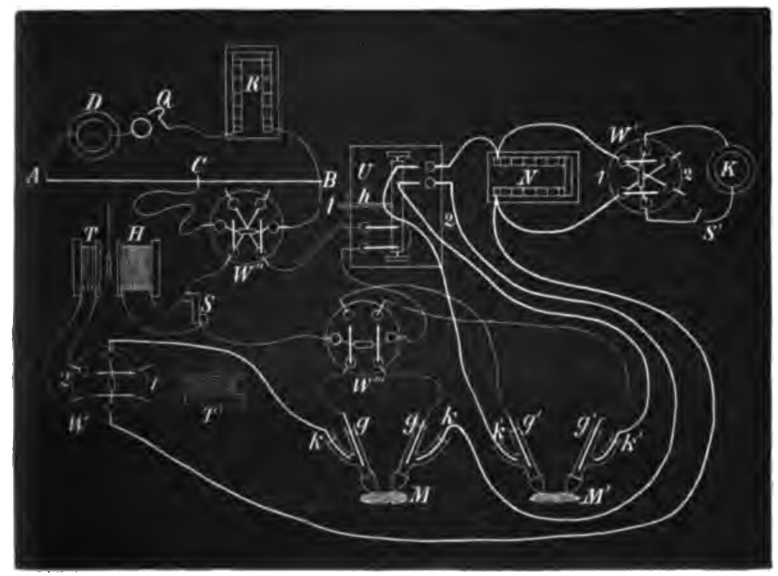
Figur 2.

1) Vgl. dies Archiv Bd. 5, S. 241 ff.

2) a. a. O.

rechts) electromotorisch wirken, dagegen bei Kettenschluss (U auf 2), wie die Pfeile zeigen, entgegengesetzt durchströmt werden; der polarisirende Kreis ist stark gezeichnet.

Während dies Verfahren mit voller Sicherheit entscheiden lässt, welches Object den höheren Polarisationsquotienten hat, sagt es dagegen nichts aus über das Verhältniss beider Quotienten oder über deren absolute Grösse. Für manche Fragen ist aber grade dies von Wichtigkeit. Hierzu liess ich wiederum beide Objecte vom gleichen Strome hintereinander durchfliessen, leitete sie dann aber alternirend zur Boussole ab, und bestimmte jedesmal durch Compensation den Polarisationsbetrag. Das Verfahren wird durch Fig. 3 veranschaulicht. Die Wippe W''' gestattet die



Figur 3.

beiden Objecte einzeln an der Boussole zu untersuchen; sonst ist Alles wie in Fig. 2, und die Vorrichtung *WT' T* dient wie in Fig. 1 zur Intensitätsmessung des polarisirenden Stromes, falls absolute Werthe des Polarisationsquotienten bestimmt werden sollen. Von Wichtigkeit ist, dass, wie man sieht, bei den zur Compensation erforderlichen Zurücklegungen auf Kettenschluss (vgl. oben S. 6 f.) stets beide Objecte von Neuem durchströmt werden. Da beide nur nach einander erledigt werden können, sind besonders für solche Versuche nur sehr lange Schlusszeiten (5 Minuten) brauchbar.

Es versteht sich von selbst, dass vor Umlegen auf Kettenschluss jedesmal genaue Compensation hergestellt werden muss. Bei den Versuchen der letztgenannten Art muss der Compensatorstand für jedes der beiden Objecte notirt, und nachher in Rechnung gezogen werden.

Als Versuchsobject benutzte ich von Muskeln fast ausschliesslich die regelmässig gefaserten Oberschenkelmuskeln, besonders Sartorien, von Nerven den Ischiadicus, oft mehrfach zusammengelegt, um dickere Stränge zu gewinnen. Die Muskeln wurden, wo nichts Anderes bemerkt ist, auf Korkplatten mit Igelstacheln aufgespannt, die Nerven dagegen durch die blosse Adhäsion der Thonspitzen freischwebend getragen.

1. Allgemeine Versuchsergebnisse.

Deutliche Polarisation, und zwar ausnahmslos im normalen Sinne, erhält man schon durch kurze Schliessungen selbst schwacher Ströme, aber durch Compensation messbare Polarisationen treten erst nach längeren Schliessungen auf. Sehr deutlich sieht man, dass die hierzu erforderliche Schlussdauer um so grösser ist, je schwächer der Strom, indess habe ich über diesen Punkt keine speciellere quantitative Untersuchung angestellt.

Die Polarisation beginnt unmittelbar nach der Oeffnung abzunehmen, und zwar erfolgt die Abnahme um so energischer, je stärker die Polarisation ist. Stets ist die Abnahme anfangs am schnellsten und wird immer langsamer, so dass sie schliesslich, und zwar vor Vollendung, unmerklich wird, d. h. es bleibt auch nach noch so langer Zeit ein Rest von Polarisation bestehen [1]).

Schon auf den ersten Blick sieht man, dass die Depolarisation bei verschiedenen Organen mit verschiedener Geschwindigkeit und Vollständigkeit sich vollzieht [2]). Die wichtigste Thatsache dieses Gebietes ist, dass der Nerv sich unvergleichlich schneller und vollständiger depolarisirt als der Muskel. Ferner erfolgt am Muskel die Depolarisation nach querer Durchströmung weit schneller als nach rein longitudinaler.

1) Dies fand ich für den Nerven schon 1867 (Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven, Heft 3, S. 74); ebenso Tigerstedt, dessen Beobachtung sich aber auf 10 Secunden nach der Oeffnung beschränkt.

2) Vgl. auch dies Archiv Bd. 38, S. 174 ff.

Endlich verzögert Kälte die Depolarisation sowohl des Muskels wie des Nerven beträchtlich, während Wärme sie weniger deutlich beschleunigt.

Während die beiden letzten Punkte weiter unten (sub 4 und 7) ausführlich erläutert werden, mögen hier einige Beispiele die Verschiedenheit der Depolarisation im Muskel und Nerv veranschaulichen.

Beispiel 1. 23. VII. 87. Sartorius, Streckenlänge 12mm, Strom 1 Dan. mit 100 Siem. als Nebenschliessung, 5 Minuten lang durchgeleitet (vgl. unten Beispiel 17).

Zeit.	Polarisationsbestand.	In Procenten des ursprüngl.
Moment der Oeffnung	10, 575[1])	100
1 Min. später	„ 421	73
$1^1/_2$ „ „	„ 380	66
2 „ „	„ 362	63
$2^1/_2$ „ „	„ 349	61
3 „ „	„ 342	$59^1/_2$
$3^1/_2$ „ „	„ 333	58
4 „ „	„ 323	56
5 „ „	„ 308	$53^1/_2$
6 „ „	„ 295	51
8 „ „	„ 271	47

Beispiel 2. 23. VII. 87. Doppelter Ischiadicus, Strecke 14mm. Strom 1 D. mit 100 Siem. Nbschl. Der Strom war 6 Min. geschlossen (vgl. unten Beispiel 19).

Moment der Oeffnung	10, 156	100
1 Min. später	„ 39	25
2 „ „	„ 32	21
10 „ „	„ 17	11

Der Nerv erreicht also in 1 Minute eine unvergleichlich vollständigere Depolarisation als der Muskel in 8 Minuten. Ueber eine hierdurch bewirkte Erscheinung s. unten sub 9.

2. Einfluss der Stromstärke.

Ueber diesen Punkt liegen bisher nur einige Versuche am Nerven, und zwar nur für schwache Ströme, von Tigerstedt (a. a. O.) vor, welcher im Allgemeinen die Polarisation der Stromstärke proportional findet. Die meisten meiner Versuche über

1) 10 bedeutet, dass 10 Siem.-Einh. im Kettenkreise des Compensators waren; 575 bedeutet den Compensatorstand in Millimeter (Gesammtlänge stets 1000 mm). Vgl. auch Anhang III, 4.

diesen Punkt erstrecken sich auf die schwächeren Strombereiche (s. oben S. 5), doch sind auch einige mit starken Strömen angestellt worden. Ich führe hier eine grössere Anzahl von Beispielen an, weil dieselben zugleich für die weiteren Paragraphen die Beläge enthalten.

Beispiel 3. 5. II. 86. Sartorius. Starke Ströme. Schlusszeit 5 Sec.

Strom.	Richtung (R)	Intensität Abl. sc. (i)	Intensität Milli-Ampère (J)	Polarisation Compensation [1]) (p)	Polarisation Milli-Volt. (P)	Quotient Ohm. (Q)
1 Zinkkohleelement	1	17	0,0989	50, 250	9,86	99,72
2 "	2	30	0,1746	" 400	15,78	90,38
3 "	1	41	0,2386	" 675	26,63	111,61
7 "	2	106	0,6169	20, 400	35,31	57,24
10 "	1	153	0,8904	10, 250	37,62	42,25
2 "	2	30	0,1746	50, 300	11,83	67,76

Beispiel 4. 9. II. 86. Sartorius, 10mm. Schwache Ströme. Schlusszeit 5 Sec.

1 Dan., Nebenschl.						
100 dB [2])	1	21	,00563	100, 50	1,027	182,4
200 "	2	45	,01207	" 100	2,050	169,8
500 "	1	93	,02495	" 225	4,624	185,3
1000 "	2	151	,04048	" 360	7,392	182,6
2000 "	1	186	,04986	" 420	8,611	172,7
10000 "	2	230	,06165	" 340	6,981	113,2

Beispiel 5. 21. V. 87. Sartorius, lange Strecke, 27mm. Schwache Ströme. Schlusszeit 1 Minute.

S	R	i	J	p	P	Q
1 Dan., Nebenschl.						
1 Siem.	1	59	,0187	20, 68	6,0	321
2 "	2	84	,0267	" 157	13,9	521
5 "	2	113	,0358	" 190	16,8	469
10 "	1	132	,0419	" 268	23,2	554
20 "	2	141	,0447	" 277	24,5	548
50 "	1	151	,0479	" 296	26,1	545
1000 "	2	153	,0485	" 294	26,0	536
1 "	1	53	,0168	" 87	7,78	458

1) S. vorstehende Note.

2) Unter dB sind Scalentheile (mm) des du Bois'schen Rheochords verstanden.

Beispiel 6. 21. V. 87. Derselbe Muskel, kurze Strecke, 9 mm. Schlusszeit 1 Minute.

S	R	i	J	p	P	Q	Q' 1)
1 Dan., Nebenschl.							
1 Siem.	1	65	,0206	20, 160	10,1	490	
2 „	2	97	,0308	„ 140	12,4	402	
5 „	1	93	,0295	„ 276	24,4	827	
10 „	2	132	,0419	„ 300	26,5	632	
20 „	1	95	,0302	„ 206	17,6	583	
50 „	2	164	,0520	„ 400	35,3	679	
1000 „	1	128	,0406	„ 340	30,0	739	
1 „	2	43	,0137	„ 156	13,8	1007	
1 „	1	42	,0133	„ 117	10,3	774	

Beispiel 7. 23. V. 87. Sartorius, 23 mm. Schlusszeit 1 Minute.

S	R	i	J	p	P	Q	Q'
1 Dan., Nebenschl.							
0,1 Siem.	1	0	0	0	0	—	—
0,5 „	2	14	,00444	ca. 20, 12	1,1	ca. 248	—
1 „	2	27	,00857	„ 46	4,9	572	572
10 „	1	80	,0254	„ 98	8,6	339	648
50 „	2	127	,0403	„ 145	12,9	320	320
500 „	1	140	,0444	„ 160	14,3	322	322
5000 „	2	129	,0409	„ 329	28,6	699	717
5000 „	1	126	,0400	„ 338	29,4	735	
10 „	2	82	,0260	„ 278	24,9	958	

Beispiel 8. 23. V. 87. Ders. Sartorius, 7—8 mm. Schlussz. 1 Min.

S	R	i	J	p	P	Q	Q'
1 Dan., Nebenschl.							
10 Siem.	1	111	,0352	20, 145	12,7	361	660
500 „	2	218	,0692	„ 268	23,7	342	542
5000 „	1	159	,0504	„ 236	20,8	413	626,5
5000 „	2	183	,0580	„ 420	37,1	640	
500 „	1	164	,0520	„ 437	38,6	742	
10 „	2	100	,0317	„ 344	30,4	959	

Beispiel 9. 25. VI. 87. Gracilis, $21^1/_2$ mm. Schlusszeit 5 Minuten.

S	R	i	p	q 2)	Q	Q' 3)
1 Dan., Nebenschl.						
1 Siem.	1	73	10, 265	3,6	1603,8	1470,1
10 „	2	203	„ 590	2,9	1292,0	1225,1
100 „	1	237	„ 640	2,7	1202,9	1180,6
1000 „	2	253	„ 690	2,7	1202,9	1202,9
100 „	1	238	„ 620	2,6	1158,3	
10 „	2	206	„ 530	2,6	1158,3	
1 „	1	81	„ 240	3,0	1336,5	

1) Ueber die Bedeutung dieser Rubrik s. die zweitnächste Bemerkung.

2) In dieser und einem Theil der folgenden Tabellen ist nicht erst J aus i, und P aus p berechnet, sondern aus i und p direct ein Quotient $q = p/i$ genommen, welcher dann erst mittels der Graduirungswerthe in den eigentlichen Quotienten Q (Ohm) umgerechnet worden ist.

3) Q' ist der Mittelwerth aus den Werthen von Q für je 2 correspondirende Versuche.

Beispiel 10. 9. II. 86. Sartorius, quer durchströmt. Schlusszeit 5 Sec.

S	R	i	J	p	P	Q
1 Dan., Nebenschl.						
100 dB	1	39	,01046	100, 50	1,027	98,2
200 „	2	59	,01582	„ 60	1,232	98,0
500 „	1	109	,02921	„ 135	2,769	94,5
1000 „	2	128	,03431	„ 110	2,255	65,7
2000 „	1	164	,04396	„ 240	4,931	112,2
2000 „	2	140	,03753	„ 225	4,624	123,0
10000 „	1	180	,04825	„ 320	6,571	136,2

Beispiel 11. 30. I. 86. Doppelter Ischiadicus. Starke Ströme. Schlusszeit 5 Sec. Nur die Ablenkungen durch die Polarisation beobachtet.

Strom.	Intens. sc.	Polar. sc.	Polar. / Intens.
1 Element	3	48	16,0
2 Elemente	9	121	13,3
3 „	13	175	13,5
4 „	20	244	12,2
1 „	4	40	10,0
10 „	61	520	8,5

Beispiel 12. 1. II. 86. Ebenso.

1 Element	5	27	5,4
2 Elemente	13	75	5,8
3 „	20	118	5,9
4 „	28	158	5,6
7 „	50	259	5,2
10 „	73	278	3,8
20 „	163	282	1,7
3 „	22	104	4,7

Beispiel 13. 3. II. 86. 3facher Ischiadicus. 5 Sec.

S	R	i	J	p	P	Q
1 Element	1	10	,0582	100, 350	7,19	123,5
2 Elemente	2	25	,1455	„ 650	13,34	91,7
3 „	1	37	,2153	50, 625	24,66	114,5
7 „	2	93	,5412	20, 500	44,14	81,6
10 „	1	135	,7857	10, 270	40,58	51,7
2 „	2	29	,1688	100, 900	18,48	109,5

Beispiel 14. 3. II. 86. Doppelter Ischiadicus. Ebenso.

S	R	i	J	p	P	Q
1 Element	1	11	,0640	100, 233	4,78	**74,7**
2 Elemente	2	23	,1339	„ 500	10,27	**76,7**
3 „	1	34	,1979	50, 425	16,77	**84,7**
7 „	2	84	,4888	20, 437	38,58	**78,9**
10 „	1	112	,6518	10, 225	33,82	**51,9**
3 „	2	36	,2095	50, 510	20,12	**96,0**

Beispiel 15. 7. II. 86. Doppelter Ischiadicus. Schwache Ströme. Schlusszeit 5 Sec.

1 Dan., Nebenschl.						
100 *dB*	1	23	,00617	100, 50	1,03	**210,2**
200 „	2	34	,00912	„ 100	2,05	**224,8**
500 „	1	45	,01207	„ 140	2,87	**237,8**
1000 „	2	70	,01877	„ 210	4,32	**230,2**
2000 „	1	77	,02065	„ 290	5,96	**288,6**
10000 „	2	90	,02414	„ 390	8,01	**331,8**
1000 „	1	70	,01877	„ 270	5,55	**295,7**

Beispiel 16. 26. VI. 87. Ischiadicus, 22 mm. Schlusszeit 5 Min.

S	R	i	p	q	Q	Q'
1 Dan., Nebenschl.						
1 Einheit	1	4	ca. 10, 10	2,5	ca. 1113,8	**ca. 1113,8**
10 „	2	17	10, 70	4,1	1826,6	**1626,1**
100 „	1	24	„ 85	3,5	1559,3	**1559,3**
5000 „	2	24	„ 80	3,3	1470,2	**1470,2**
10 „	1	19	„ 60	3,2	1425,6	

Vorstehende Beispiele sind absichtlich ohne jede Auswahl hinsichtlich der anscheinenden Güte des Versuches genommen worden, so dass sich auch solche finden, in welchen die letzte Rubrik unregelmässig auf und abschwankt (z. B. Nr. 6). Im Ganzen zeigt sich bei schwachen Strömen kein deutlicher Einfluss der Intensität auf die Grösse des Quotienten, bei starken dagegen eine geringe Abnahme mit zunehmender Intensität; d. h. die Polarisation wächst im Bereiche schwacher Ströme annähernd proportional der Stromintensität, dagegen im Bereiche starker Ströme langsamer als diese. Dass letzteres nicht von Schädigung durch die starken Ströme, sondern von Annäherung an ein Polarisationsmaximum herrührt, scheint daraus hervorzugehen, dass unmittelbar nach einem sehr

starken Strom ein schwacher wieder einen grossen Polarisationsquotienten giebt (vgl. Beispiel 12 und 13). Indess könnte sehr wohl das scheinbare Sinken bei starken Strömen darauf beruhen, dass die starken Polarisationen bei der Oeffnung rascher abnehmen, also ihr Initialbestand unvollständiger abgefangen wird. Im Ganzen habe ich trotz zahlreicher aus naheliegenden Umständen ableitbarer Unregelmässigkeiten, von denen die mitgetheilten Beispiele ein Bild geben, den Eindruck gewonnen, dass der Polarisationsquotient eine von der Stromstärke unabhängige Constante ist.

3. Einfluss der Schliessungsdauer.

Die Polarisationsquotienten sind von keinem Umstande so abhängig wie von der Schliessungsdauer[1]), mit welcher sie fast unbegrenzt, wenn auch mit abnehmender Geschwindigkeit, wachsen. Dies geht schon aus den angeführten Versuchen hervor, wie folgende Zusammenstellung zeigt, welche nur die Maximalwerthe des Quotienten berücksichtigt.

Beisp.-Nr.	Organ.	Schlusszeit sec.	Quotient Ohm
3	Muskel	5	112
4	"	"	185
5	"	60	554
6	"	"	1007
7	"	"	717
8	"	"	660
9	"	300	1470
13	Nerv	5	124
14	"	"	96
15	"	"	332
16	"	300	1626

Direct zeigen den Einfluss der Schliessungsdauer folgende Beispiele, in welchen dieselbe systematisch variirt wurde.

1) Für den Nerven giebt u. A. auch Tigerstedt (a. a. O. S. 15) an, dass die Polarisation mit der Schlussdauer wächst; seine längste Schlussdauer war 4 Minuten. Schon bei du Bois-Reymond finden sich manche Andeutungen des Wachsens mit der Schliessungsdauer.

Beispiel 17. 23. VII. 87. **Sartorius**, 12 mm. Stromstärke durchweg 1 Dan., 100 Einh. Nebenschl.

Schlussdauer.	R	i	p	q	Q
1/2 Min.	1	203	10, 206	1,01	**450,9**
1 „	2	„	„ 516	2,54	**1133,9**
2 „	1	„	519	2,55	**1138,4**
5 „	2	„	„ 575	2,83	**1218,7** [1]

Beispiel 18. 25. VI. 87. **Gracilis**, $21^1/_2$ mm, vgl. Beispiel 9. Strom 1 Dan., 1 Einh. Nebenschl.

5 Min.	1	81	10, 240	3,0	**1336,5**
41 „	„	70	„ 385	5,5	**2450,3**
45 „	„	„	„ 400	5,7	**2539,4**

Beispiel 19. 23. VII. 87. **Doppelter Ischiadicus**, 14 mm. Strom 1 Dan., 100 Einh. Nebenschl.

1/2 Min.	1	76	10, 38	0,5	**223,2**
1 „	2	„	„ 83	1,1	**491,0**
2 „	1	„	„ 106	1,4	**627,0**
6 „	2	„	„ 156	2,1	**987,4** [2]

Beispiel 20. 26. VI. 87. **Doppelter Ischiadicus**, $16^1/_2$ mm. Strom 1 Dan., 100 Einh. Nebenschl.

5 Min.	1	58	10, 120	2,1	**935,6**
171 „	2	25	„ 460	18,4	**8197,2**

Beispiel 21. 27. VI. 87. **Einfacher Ischiadicus**, 40 mm. Strom 1 Dan., 100 Einh. Nebenschl.

391 Min.	1	14	10, 240	17,1	**7524,0**

Bei den langen Schliessungen zeigt sich ganz deutlich, dass die Polarisation den Strom gewaltig schwächt; z. B. in Nr. 18 hatte er nach kurzer Schliessung die Intensität 81, nach langer nur 70; in Beispiel 20 ist sogar in Folge sehr langer Durchströmung die Intensität von 58 auf 25 herabgegangen. Hier wurde constatirt, dass jetzt die andere Stromrichtung wieder die Intensität 60 hatte. (Vgl. auch unten sub III, S. 46 ff.)

1) Hier schliesst sich die in Beispiel 1 mitgetheilte Beobachtung der Depolarisation an.

2) Hier schliesst sich die Depolarisationsbeobachtung von Beispiel 2 an.

4. Einfluss des Durchströmungswinkels.

Schon vor 16 Jahren habe ich festgestellt[1]), dass die Polarisirbarkeit der Muskeln bei Durchströmung senkrecht zur Faserung erheblich grösser ist als in der Faserrichtung. Am Nerven überwog im Gegentheil scheinbar die Polarisation bei Längsdurchströmung. Bei der jetzigen Wiederholung und Erweiterung jener Versuche war es hauptsächlich darauf abgesehen, numerische Werthe hinsichtlich des Verhältnisses der Längs- und Querpolarisation zu erhalten.

Zunächst verglich ich noch einmal wie damals die Längs- und Querpolarisation des Muskels nach der Methode der Gegensetzung (vgl. oben S. 8). Während aber damals ein quadratisches Feld mit mehreren Muskeln ausgefüllt wurde, nahm ich diesmal, wie zu den kürzlich anlässlich gewisser Angaben Rosenthal's publicirten Widerstandsvergleichungen[2]), ein einziges quadratisches Muskelstück. Beide Muskelquadrate wurden in der a. a. O. beschriebenen Weise zwischen je zwei dünne Papierbäusche gelagert, denen die Electroden anlagen. Das eine Quadrat war der Faserung entsprechend, das andere senkrecht zur Faserung eingeschaltet. Ausnahmslos überwiegt, bei hinreichend langer Schlusszeit, die Polarisation des quer durchströmten Muskels.

Beispiel 22. 24. X. 87. 2 Sartoriusquadrate, 1 Daniell. Verfahren s. oben S. 8. Die Ablenkungen durch die Polarisation haben folgende Richtung:

	Polar. des linken Muskels	Polar. des rechten Muskels
bei Richtung 1:	→	←
„ „ 2:	←	→

1. Linker Muskel quer, rechter längs durchflossen. Ablenkung durch die einander entgegenwirkenden Polarisationen:

	R. 2.	R. 1.	R. 2.	R. 1.
	← 163	→ 24	← 98	→ 35
d. h. es überwiegt	links	links	links	links

d. h. stets der quer durchströmte Muskel.

2. Beide Muskeln zwischen ihren Bäuschen umgelegt, d. h. linker längs, rechter quer durchflossen.

	R. 2.	R. 1.
Ablenkungen	→ 108	← 126
es überwiegt	rechts	rechts

d. h. stets der quer durchströmte Muskel. Die Umlegung und die Versuche am gleichen Präparate noch mehrmals, stets mit gleichem Erfolg, wiederholt.

1) Vgl. dies Archiv Bd. 5, S. 240 ff.

2) Vgl. dies Archiv Bd. 39, S. 490.

Bei kurzen Schlusszeiten ergiebt der Gegensetzungsversuch häufig *doppelsinnige Ablenkung*, und zwar in dem Sinne, dass zuerst die Polarisation des quer durchströmten, dann die des längs durchströmten Muskels überwiegt, mit anderen Worten: *die Querpolarisation schwindet viel rascher als die Längspolarisation*[1], so dass einige Zeit nach der Oeffnung die letztere, obgleich die ursprünglich schwächere, überwiegt. Nach sehr langen Schliessungen oder sehr starken Strömen sieht man diesen Erfolg nur selten, sei es, weil jetzt das Schwinden der Polarisation so unvollkommen erfolgt, dass Unterschiede desselben nicht hervortreten, sei es, weil der absolute Vorsprung der Querpolarisation zu gewaltig ist.

Beispiel 23. 5. XI. 87. 2 Gracilisquadrate. Orientirung wie im vorigen Beispiel.

1. Linker Muskel quer, rechter längs durchflossen.

	R. 1. 10 Sec.	R. 2. 10 Sec.
Ablenkung	→ 2 ← 3	← 8 → 5
also überwiegt	zuerst der linke, dann der rechte	zuerst der linke, dann der rechte.

2. Linker Muskel längs, rechter quer durchflossen.

Strom 1 Dan.	R. 1. 10 Sec.	R. 2. 10 Sec.	R. 1. 2 Min.	R. 2. 2 Min.
Ablenkung	← 7 → 3	→ 5 ← 2	← 4 → 8 *)	← 17*)
also überwiegt	zuerst der rechte, dann der linke	ebenso	ebenso	der linke

Strom 10 Zinkkohleelemente	R. 1. 10 Sec.	R. 2. 10 Sec.	R. 1. 1 Min.	R. 2. 1 Min.
Ablenkung	← 198	→ 10 ← 20	← 340	→ 230
also überwiegt	d. rechte	d. rechte, dann d. linke	d. rechte	d. rechte

Wenn schliesslich die Längspolarisation überwiegt, so ist höchst characteristisch, dass ihre Ablenkung nicht zurückgeht, sondern eine Zeit lang in langsamer Zunahme begriffen ist, offenbar durch schnelleres Abnehmen der gegenwirkenden Querpolarisation.

Weiter wurden, nach dem S. 9 beschriebenen Verfahren, die beiden hintereinander durchströmten Quadrate *alternirend* untersucht und ihre *Polarisationsquotienten* bestimmt.

---

1) Dies fand ich schon 1871 (vgl. dies Archiv Bd. 5, S. 247, 263).

*) Heisst: noch weiter zunehmend.

Beispiel 24. 31. X. 87. 2 Sartoriusquadrate, zwischen Papierbäuschen. 1 Dan.

1. *A* quer, *B* längs durchströmt.

Richtung.	Schlusszeit.	*i*	Polarisation[1]) (und *Q*) in *A*.	in *B*.
1	9 Min.	77	10, 45 (241,2)	10, 5 (28,1)
2	5 „	76	„ 32 (168,8)	„ 10 (52,9)
2. *A* längs, *B* quer.				
1	5 Min.	91	10, 9 (40,2)	10, 21 (88,4)
2	7 „	97	„ 13½ (56,3)	„ 22 (92,5)
1 (10 Grenn.)	5 „	87*)	„ 109 (20,6)	„ 129 (24,3)
2 „	5 „	95*)	„ 94½ (16,4)	„ 130 (22,5)

Wie man sieht, kann die Querpolarisation bis 9 mal so stark sein wie die Längspolarisation, bei genau gleicher Dichte und Dauer des Stromes. Das Missverhältniss wird geringer mit der Dauer des Versuchs und besonders bei starken Strömen.

Schon bei der Compensation drängt sich unvermeidlich stets von Neuem der sehr viel grössere Widerstand des quer durchströmten Muskels auf, und es lag nahe, neben dem Verhältniss der Polarisationen auch dasjenige der Widerstände festzustellen. Zu diesem Zwecke wurde am Schluss jedes Polarisationsversuches die Ablenkung bestimmt, welche ein Compensatorzweig (von 10, 100), durch beide Muskeln geleitet, hervorbrachte.

Beispiel 25. 31. X. 87. 2 Sartoriusquadrate, wie im vorigen Versuch. Stets 1 Dan. 5 Min.

1. *A* quer, *B* längs durchströmt.

Richtung.	*i*	Polarisation in *A*.	Polarisation in *B*.	Polarisat.-Verhältniss längs : quer.	Ablenkung von 10, 100 in *A*.	Ablenkung von 10, 100 in *B*.	Widerstands-Verhältniss längs : quer.
1	77	10, 31 (160,8)	10, 8½ (44,2)	1 : 3,64	148	453	1 : 3,06
2. *A* längs, *B* quer.							
2	78	10, 11 (44,2)	10, 15 (60,3)	1 : 1,36	455	203	1 : 2,24

1) Die angeführten Compensatorstände sind natürlich die Differenzen gegen den Compensatorstand vor Schliessung des polarisirenden Stromes. Die daneben eingeklammerten Zahlen sind die daraus berechneten Werthe von *Q*.

*) Bei weit abstehender Intensitätsrolle gemessen.

Beispiel 26. 31. X. 87. 2 Gracilis quadrate, ebenso, aber 10 Zinkkohleelemente, 5 Min.

1. *A* längs, *B* quer.

Richtung.	*i*	Polarisation in *A*.	Polarisation in *B*.	Polarisat.-Verhältniss längs : quer.	Ablenkung von 10,100 in *A*.	Ablenkung von 10,100 in *B*.	Widerstands-Verhältniss längs : quer.
1	70*)	10,141 (33,04)	10,283 (66,41)	1 : 2,01	513	226	1 : 2,23
	2. *A* quer, *B* längs.						
2	77 *)	10,292 (62,31)	10,106 (22,69)	1 : 2,75	251	532	1 : 2,12

Die letzte Rubrik gibt genau das Verhältniss der Widerstände beider Präparatenkreise an, da die Widerstände im Compensator gegen die der Präparate verschwinden; jedoch ist das Missverhältniss des Längs- und Querwiderstandes der Muskelstücke noch etwas grösser als das angegebene der beiden Präparatenkreise im Ganzen, weil letztere noch die schlechtleitenden dünnen Papierbäusche und Electroden enthalten.

Das Interesse dieser Versuche liegt weniger darin, dass sie, was fast überflüssig erscheint, von Neuem die ungemeine Verschiedenheit von Längs- und Querwiderstand zeigen, als darin, dass sich das Verhältniss der Längs- und Querpolarisation annähernd proportional dem Verhältniss des Längs- und Querwiderstands erweist.

Man könnte daran denken, das Verhältniss der Längs- und Querpolarisation einfach am unversehrten Muskel in der Weise zu ermitteln, dass man ihm zwei Electroden einmal senkrecht gegenüber, einmal (in gleichem Abstande) in einer Längslinie anlegt. Zahlreiche von mir in dieser Weise angestellte Versuche zeigen, dass freilich auch hier in der Regel die Querpolarisation überwiegt, aber bei weitem nicht in dem Maasse wie in den soeben angeführten Versuchen, und dass sogar zuweilen kein oder der umgekehrte Unterschied vorkommt. Der Grund hiervon ist leicht einzusehen. Liegen die Electroden der Längsoberfläche an, so muss der Strom, um den ganzen Muskel zu erfüllen, einen grossen Theil desselben quer durchfliessen, und es ist daher eine beträchtliche Querpolarisation unvermeidlich. Reine Längs-

*) Wie oben.

durchströmung erhält man daher nur, wenn die Electroden zwei künstlichen Querschnitten anliegen.

Dies lässt sich am sichersten nachweisen, wenn man die Polarisation eines „längsdurchströmten" Muskels vergleicht, einmal mit Zuleitung von zwei Querschnitten, einmal mit Zuleitung von zwei Längsschnittspunkten her. Regelmässig überwiegt dann die Polarisation des letzteren Falles bedeutend.

Beispiel 27. 25. X. 87. 2 Sartorien, in gleicher Strecke (15 mm) longitudinal durchströmt, aber der eine von zwei Querschnitten aus, der andere vom Längsschnitt aus („lateral"), zwischen Papierbäuschen. Strom 1 Dan. 5 Min. Orientirung wie in Beispiel 22.

1. Rechts reine, links laterale Längsdurchströmung.

	R. 1.	R. 2.
Ablenkung	→ 356	← 574
es überwiegt also	der linke	der linke,

d. h. die laterale Durchströmung.

2. Links reine, rechts laterale Längsdurchströmung.

	R. 1.	R. 2.
	← 302	→ 542
es überwiegt	der rechte	der rechte,

d. h. die laterale Durchströmung.

Zuweilen sieht man bei solchen Versuchen ebenfalls eine doppelsinnige Ablenkung, d. h. zuerst im Sinne des lateral, dann des rein abgeleiteten Muskels, offenbar aus den oben S. 19 angeführten Gründen.

Der Vollständigkeit halber führe ich auch einige Beispiele von Vergleichung der Längs- und Querpolarisation mit lateraler, also unreiner Längsdurchströmung an.

Beispiel 28. 23. VII. 84. 2 Sartorien, hinter einander durchströmt, der eine der Länge nach, der andere der Quere nach; die Electroden des ersteren liegen dem Längsschnitt an; Abstand gleich dem der Querelectroden, d. h. gleich der Breite des Muskels. Ableitung alternirend. Starker Strom (18 Zinkkohleelemente).

Schliessungs-dauer.	Polarisation			
	des längsdurchströmten		des querdurchströmten	
	Compens.	Milli-Volt.	Compens.	Milli-Volt.
3 Min.	50, 500	25,4	50, 850	43,2
10 „	50, 360	18,3	50, 630	32,0

Beispiel 29. 24. VII. 84. 2 Gastrocnemien, sonst wie im vorigen Versuch.

Schliessungs-dauer.	Polarisation			
	des längsdurchströmten		des querdurchströmten	
	Compens.	Milli-Volt.	Compens.	Milli-Volt.
3 Min.	10, 270	51,7	10, 390	74,6
"	10, 270	51,7	10, 385	73,7

Auch am Nerven zeigt sich bei longitudinaler Durchströmung eine beträchtlich stärkere Polarisation, wenn die Electroden lateral, d. h. dem Längsschnitt, als wenn sie künstlichen Querschnitten anliegen; dies kann als Beweis gelten, dass auch am Nerven die Querpolarisation stärker ist als die Längspolarisation. In den folgenden Beispielen ist stets die durchflossene Strecke in beiden Nerven gleich lang.

Versuche mit Gegensetzung. (Anordnung wie in Beispiel 22).

Beispiel-Nr.	Object.	Zuleitung links	Zuleitung rechts	R.	Ablen-kung.	Also überwiegt	d. h.
30. 22. X. 87.	2 Ischiadici	rein	lateral	2	→31	der rechte	lateral
		"	"	1	←16	" "	"
		lateral	rein	2	←42	der linke	"
		"	"	1	→44	" "	"
31. 24. X. 87.	2 Ischiadici	rein	lateral	1	←39	der rechte	"
		"	"	2	→23	" "	"
		lateral	rein	1	→10	der linke	"
		"	"	2	←23	" "	"

Versuch mit alternirender Ableitung.

Beispiel 32. 31. X. 87. 2 doppelte Ischiadici. 10 Elemente 5 Min.

Polarisation des lateral eingeschalteten:

5, 674 ($Q = 1100,5$ Ohm),

des rein eingeschalteten:

5, 485 ($Q = 795,9$ Ohm).

Diese Resultate sind werthvoll, weil sie auch für den Nerven auf stärkere Querpolarisation schliessen lassen, welche in meinen älteren Versuchen (s. a. a. O.) nur auf Umwegen gezeigt werden

konnte. Directe Querdurchleitung von Strömen durch Nerven lässt sich nur in mit Nerven gefüllten Plattenquadraten anstellen; dies ist aber ein Verfahren, welches wegen der nothwendigen Ausfüllung der Zwischenräume mit Flüssigkeit zur Gewinnung quantitativer Resultate sehr ungeeignet ist, und das ich daher nicht nochmals ausgeführt habe.

5. Einfluss der Streckenlänge.

Bei gewöhnlicher lateraler Zuleitung zeigt sich eine unzweifelhafte Zunahme des Polarisationsquotienten mit der Streckenlänge des longitudinal durchströmten Muskels oder Nerven, wie folgende Beispiele zeigen.

Beispiel 33. 21. V. 87. Gracilis, Schlusszeit 1 Min.

Streckenlänge.	*S*	*R*	*i*	*J*	*p*	*P*	*Q*
25 mm.	1 Dan., 50 Einh.	1	172	,0546	20, 380	33,5	614
„	„ 1000 „	2	198	,0628	„ 583	51,5	820
9 mm.	„ 50 „	1	447	,1419	„ 284	25,1	177
„	„ 1000 „	2	473	,1502	„ 506	44,7	298

Beispiel 34. 23. V. 87. Gracilis, Schlusszeit 1 Min.

Streckenlänge.	*S*	*R*	*i*	*J*	*p*	*P*	*Q*
25 mm.	1 Dan., 0,2 Einh.	1	9	,00286	20, 19	1,67	584
„	„ 50 „	1	254	,0806	„ 485	51,6	640
„	„ „ „	2	274	,0870	„ 405	35,7	410
7 mm.	„ „ „	2	389	,1234	„ 170	15,0	122
„	„ „ „	1	484	,1537	„ 370	32,6	212

Beispiel 35. 25. VI. 87. Gracilis, Schlusszeit 5 Min.

Streckenlänge.	*S*	*R*	*i*	*p*	*q*	*Q*
5 mm.	1 Dan., 100 Einh.,	2	27	10, 100	3,7	1648,3
22 „	„ „	1	155	„ 655	4,2	1871,1

Beispiel 36. 25. VI. 87. Ischiadicus, Schlusszeit 5 Min.

Streckenlänge.	*S*	*R*	*i*	*p*	*q*	*Q*
6 mm.	1 Dan., 100 Einh.,	2	45	10, 180	4,0	1782,0
31 „	„ „	1	13	„ 130	10,0	4455,0

Im Allgemeinen zeigen diese Beispiele, sowie zahlreiche ähnliche Versuche, dass das Wachsthum der Polarisation nicht der Streckenlänge proportional ist, sondern geringer. Dasselbe fand ich bei directer Vergleichung kurzer und langer Strecken mit Durchströmung im gleichen Kreise und alternirender Ableitung.

Fast unerwartet aber war es mir, als ich mit dem letzteren Verfahren ähnliche Resultate auch dann erhielt, wenn ich reine Längsdurchströmung, d. h. Zuleitung mittels künstlicher Querschnitte, einführte, und aus gleichem Grunde nur monomere Muskeln, d. h. ohne Inscription, verwandte. Auch hier zeigte sich sowohl am Muskel wie am Nerven eine oft bis zur Proportionalität gehende Beziehung zwischen Polarisationsquotient und Streckenlänge, resp. Widerstand, welcher in vielen Versuchen wie im vorigen Paragraphen mit beobachtet wurde. Zur reinen Längsdurchströmung benutzte ich anfangs die von mir zuerst beschriebene Methode der Zuleitung zum thermischen Querschnitt[1]), um die Muskeln zugleich fest ausspannen zu können. Allein die Resultate waren unregelmässig, offenbar weil die abgetödtete Strecke immer noch, wenn auch schwächer, an der Polarisation Theil nimmt. Ebenso war es, als ich die Muskelenden durch Zerquetschen statt durch Wärme abtödtete. Einfaches Anlegen der Electroden an künstliche Querschnitte ist unzulässig, weil die Muskeln dann nicht gespannt werden können, und sich durch Contractionen von den Electroden zurückziehen. Endlich gelangte ich durch folgendes Verfahren zum Ziel. Der aufgespannte Muskel wurde an zwei Stellen mit einem Messerrücken quer durchquetscht, und auf diese Stellen zwei kleine Holzkeile mit ihren Schneiden fest aufgesetzt, und die Thonspitzen diesen Keilen angedrückt. Die Holzkeile waren durch Kochen in verdünnter Schwefelsäure mit dieser durchtränkt (schlechter leitende Flüssigkeiten, wie verdünnte Kochsalzlösung, geben allzugrossen Widerstand). An dem einen Muskel waren die beiden Ableitungsstellen nahe an einander, am anderen entfernt. Nerven wurden einfach mit künstlichen Querschnitten eingeschaltet.

Beispiel 37. 6. XI. 87. 2 Adductores magni, in beschriebener Weise behandelt. Streckenlänge bei *A* 20 mm, bei *B* 9 mm. Schlusszeit 5 Min.

Strom und Richtung.	*i*	Polarisation in *A*.	Polarisation in *B*.	*A* : *B*	Ablenkung durch 10,100 in *B*.	Ablenkung durch 10,100 in *A*.	*B* : *A*.
1 Dan. R. 1	,371	10, 37 (41,8)	10, 18 (20,9)	2,1 : 1	90	45	2 : 1

1) Vgl. dies Archiv, Bd. 4, S. 167.

Beispiel 38. 6. XI. 87. 2 Sartorien, ebenso. Streckenlänge in *A* 27 mm, in *B* 9 mm. Schlusszeit 5 Min.

Strom und Richtung.	*i*	Polarisation in *A*.	Polarisation in *B*.	*A* : *B*	Ablenkung. durch 10,100 in *B*.	Ablenkung. durch 10,100 in *A*.	*B* : *A*.
1 Dan. R. 1	96	10, 45 (196,2)	10, 72 (313,1)	1,6 : 1	310	231	1,35 : 1
10 Grenn. „ 2	27	10, 640 (374,5)	10, 910 (532,5)	1,4 : 1	299	234	1,3 : 1

Beispiel 39. 26. X. 87. 2 Ischiadici, mit künstlichen Querschnitten. *A* 38 mm, *B* 8 mm. 5 Min.

10 Grenn. R. 1	—	2, 980	2, 340	2,9 : 1			
„ „ 2	—	2, 1014	2, 334	3,0 : 1			

Beispiel 40. 26. X. 87. 2 Ischiadici, ebenso, *A* 48 mm, *B* 8 mm.

10 Grenn. R. 1	—	2, 755	2, 191	3,95 : 1			
„ „ 2	—	2, 853	2, 197	4,3 : 1			

In einigen der angeführten Beispiele fällt auf, dass das Widerstandsverhältniss, welches die letzte Rubrik ergiebt, nicht dem Längenverhältniss entspricht, sondern geringer ist (z. B. in Nr. 38 Längen 1 : 3, Widerstände 1 : 1,3). Dass die Electroden in diesem Sinne wirken müssen, ist klar, jedoch reicht dies zur Erklärung der bedeutenden Abweichung nicht aus. Die Polarisationen sind weit mehr den Widerständen als den Längen proportional.

6. Einfluss der Demarcationsfläche.

Bei allen bisher angeführten Versuchen wurde der polarisirende Strom dem Muskel oder Nerven entweder an unversehrten (Längsschnitts-) Stellen, oder an zwei Querschnitten zugeleitet, so dass kein Demarcationsstrom sich einmischte, oder doch nur so schwache Antheile desselben, dass sie, abgesehen von der Nothwendigkeit sie zu compensiren (vgl. oben S. 10), vernachlässigt werden konnten.

In den folgenden Versuchen lag dagegen die eine Doppelelectrode der unversehrten Oberfläche, die andere künstlichem Querschnitt an, so dass ein Demarcationsstrom vorhanden war. Der polarisirende Strom konnte nun dem Demarcationsstrom gleichsinnig oder entgegengesetzt durchgeleitet werden; ich werde, wie früher[1]), die erstere Stromrichtung als abmortuale, die zweite als

1) Vgl. dies Archiv Bd. 16, S. 193, Bd. 33, S. 126. Anm.; das Wort „abmortual“ scheint mir richtiger als das frühere „abmortal“.

admortuale Durchströmung bezeichnen. Ich stellte mir die Frage, ob eine Verschiedenheit der Polarisation durch abmortuale und admortuale Ströme vorhanden ist.

Die Versuchsmethode war die der Gegensetzung (s. oben S. 8). Jeder der beiden Muskeln oder Nerven wurde mit Längs- und Querschnitt in den Kreis eingeschaltet, und zwar so, dass der eine abmortual, der andere admortual durchströmt wurde; bei der Ableitung zum Galvanometer mussten folglich beide Demarcationsströme gleichsinnig wirken; die Summe ihrer Wirkungen wurde vor der Durchströmung compensirt, so dass die nach der Durchströmung vorhandene electromotorische Kraft nur die gesuchte Differenz der Polarisationsbeträge darstellte.

Das Resultat dieser Versuche war folgendes: die Polarisation des abmortual durchströmten Muskels oder Nerven erscheint grösser als diejenige des admortual durchströmten.

Beispiel 41. 2. III. 87. 2 Sartorien, von künstlichem Querschnitt und Längsschnitt abgeleitet.

Ruhestrom (Summe der Demarcationsströme):

→ 10, 612 = 92,0 M.-Volt.

Polarisationsablenkung nach 10 Grove:

Richtung	1.	2.
sc.	→ 13*	← 85.

Beide Muskeln augefrischt und in umgekehrter Richtung eingeschaltet:

Ruhestrom ← 10, 425 = 63,9 M.-Volt.

Polarisationsablenkung:

Richtung	1.	2.	1.
sc.	→ 435	→ 260	→ 46.

Beispiel 42. 24. X. 87. 2 Sartorien, mit Papierbäuschen von künstlichem Querschnitt und vom Längsschnitt abgeleitet.

Ruhestrom (Summe beider Demarcationsströme):

→ 10, 500.

Polarisationsablenkungen (1 Dan. 30 Sec.):

Richtung	1.	2.	1.	2.
sc.	← 25	← 28	← 12	← 22.

Beide Muskeln umgelegt (Querschnitte rechts):

Ruhestrom ← 10, 430.

Ablenkungen	(1 Dan. 30 Sec.):				(10 Grenn. 30 Sec.):	
Richtung	1.	2.	1.	2.	1.	2.
sc.	→ 18	← 2*	→ 19	→ 2	→ 338	→ 345

Wieder Querschnitte links. Ruhe → 10, 380.

Richtung	1.	2.
sc.	← 440	→ 227.

Beispiel 43. 2. III. 87. 2 Ischiadici, jeder doppelt zusammengelegt, Ableitung wie oben.

Ruhestrom (Summe beider Demarcationsströme):
→ 10, 176 = 26,4 M.-Volt.

Polarisationsablenkungen (10 Grove):

Richtung	1.	2.	1.	2.
sc.	← 44	← 63	← 30	← 39.

Beide Nerven angefrischt und umgelegt.

Ruhestrom:

← 10, 105 = 15,8 M.-Volt.

Polarisationsablenkungen:

Richtung	1.	2.	1.	2.
sc.	{← kurz {→ 68	→ 9	{← 8 {→ 24	← 14*

Die überwiegende Polarisation hat, wie man sieht, mit verschwindenden Ausnahmen (dieselben sind in den Beispielen mit einem * bezeichnet), stets die dem Demarcationsstrom entgegengesetzte Richtung, d. h. es überwiegt die Polarisation durch denjenigen Strom, welcher dem Demarcationsstrom gleichgerichtet ist, d. h. des abmortualen. Die 3 verzeichneten Ausnahmen sind vergleichsweise schwache Ablenkungen, deren eine im Protokoll sogar als zweifelhaft bezeichnet ist. In zwei Fällen (Beispiel 43) ist die Ablenkung doppelsinnig, d. h. zuerst überwog die Polarisation des admortualen Stromes, dann wie gewöhnlich die des abmortualen; dies würde darauf deuten, dass erstere stärker sein kann, aber schneller schwindet als letztere.

Allein es giebt noch eine Anzahl anderer denkbarer Ursachen des beobachteten Verhaltens. Erstens könnte der Ausschlag daher rühren, dass während der Schlusszeit der Demarcationsstrom abgenommen hat, also nunmehr der Compensationsstrom überwiegt; dies müsste eine Ablenkung von der beobachteten Richtung hervorbringen. In der That sinkt der Demarcationsstrom beständig

im Laufe des Versuches; bei jedem Compensiren vor einer neuen Durchströmung hat man Gelegenheit dies zu constatiren. Da aber die beobachteten Ablenkungen stets in langsamem Rückgange begriffen sind, so würde dies heissen, dass der Demarcationsstrom wieder steigt, also die Durchströmung eine zum Theil wieder vorübergehende Schwächung desselben bewirkt hat.

Eine andere denkbare Erklärung liegt in dem von der Oeffnungserregung herrührenden Actionsstrom; dieser muss nämlich, da in unserem Falle nur der admortuale Strom erregend wirken kann (Biedermann u. A.) und einen admortualen Actionsstrom macht, wie eine Begünstigung der Polarisation des abmortualen Stromes wirken.

Wie man sieht, giebt es eine Anzahl anderer Deutungen des Versuchsresultates, so dass der Schluss, dass der abmortuale Strom stärker polarisirt als der admortuale, kein sicherer ist. Ich habe die vorliegende Frage noch auf ganz andere Art, nämlich durch Vergleichung des Widerstands gegen abmortuale und admortuale Ströme, zu entscheiden gesucht, ziehe es aber vor, die Ergebnisse in einer besonderen Arbeit zu veröffentlichen, weil sich dabei noch andere Erscheinungen gezeigt haben, deren Erörterung hier zu weit führen würde.

7. Einfluss der Temperatur.

Im Jahre 1886 veranlasste ich Herrn Franz Boll bei Gelegenheit von Versuchen über den Einfluss der Temperatur auf den Leitungswiderstand der Muskeln und Nerven auch den Einfluss der Temperatur auf die Polarisirbarkeit zu untersuchen. Er wandte die oben S. 8 erörterte Methode der Gegensetzung an, konnte aber trotz anhaltender Bemühungen keinen die Fehlergrenzen überschreitenden Einfluss feststellen[1]).

In diesem Jahre habe ich diese Versuche wieder aufgenommen und hatte lange denselben Misserfolg wie Herr Boll. Endlich aber, als ich lange Schliessungen (5 Minuten und mehr) anwandte[2]), stellte sich ein gesetzmässiger Einfluss in aller Strenge heraus.

Das Verfahren war das der alternirenden Ableitung (s. oben S. 8). Die beiden zu vergleichenden Präparate liegen auf dünn-

1) Vgl. Boll, a. a. O. S. 21 ff. und Tafel.

2) Bei den Versuchen mit Gegensetzung, bei welchen keine absoluten Werthe zu bestimmen sind, fallen die S. 7 angeführten Gründe für langen Schluss hinweg und daher hatte ich i. Allg. bei dieser Methode mich mit kurzen Schliessungen begnügt, und so auch Herr Boll.

wandigen platten Glaskammern mit angeblasenen Röhren, durch welche ohne Lüftung der feuchten Kammer[1]) Wasser von beliebiger Temperatur hindurch geleitet werden kann. Anfangs wird durch beide Kammern Wasser von Zimmertemperatur geleitet; dann durch die eine Wasser von 0°, durch die andere Wasser von 40° für den Muskel, von 42° für den Nerven; die Temperatur, welche die Organe selbst erreichen, ist auf mehrere Grade unter der des warmen Wassers zu veranschlagen. Nachher wird umgekehrt dem warmen Präparat kaltes, und dem kalten warmes Wasser zugeleitet. Die Nerven können natürlich bei diesen Versuchen nicht wie sonst (s. S. 10) an den Electroden klebend schweben, sondern müssen auf der Glasfläche aufliegen.

Das Gesetz, welches sich bei hinreichend langen Durchströmungen mit vollkommener Sicherheit und Constanz herausstellt, lautet: Kälte erhöht und Wärme vermindert die Polarisation. Zugleich zeigt sich sehr deutlich, dass die Polarisation abgekühlter Muskeln und Nerven viel langsamer schwindet als diejenige erwärmter. Mir scheint daher noch keineswegs ausgemacht ob das angeführte Gesetz auch für den Schliessungszustand gilt[2]).

Beispiel 44. 28. X. 87. Die hinteren Köpfe von 2 Semitendinosi. Längsdurchströmung mit lateraler Anlegung. Strecke 12 mm. 1 Dan. 5 Min.

Temperatur.	R.	Polarisation in A.	Polarisation in B.
beide Zimmertemp.	1	10, 275	10, 215
A kalt, B warm	2	10, 327 langs. schwindend	10, 194 rasch schwindend
„ „	1	10, 241 „ „	10, 245 „ „
A warm, B kalt	2	10, 82 rasch schwindend	10, 290 langs. schwindend
„ „	1	10, 138 „ „	10, 319 „ „

Beispiel 45. 28. X. 87. 2 Peronei, Strecke 12 mm.

Temperatur.	R.	Polarisation in A.	Polarisation in B.
beide Zimmertemp.	1	10, 277	10, 272
A kalt, B warm	2	10, 432 langs. schwindend	10, 245 rasch schwindend
A warm, B kalt	1	10, 289 rasch schwindend	10, 590 langs. schwindend

Beispiel 46. 28. X. 87. 2 doppelte Ischiadici, Strecke 15 mm. 10 Zinkkohleelemente, 5 Min.

Temperatur.	R.	Polarisation in A.	Polarisation in B.
beide Zimmertemp.	1	5, 580	5, 650
A kalt, B warm	2	5, 589	5, 464
A warm, B kalt	1	5, 662	5, 731

1) Vgl. Anhang III, Nr. 3.

2) Vgl. A. v. Gendre, dies Archiv Bd. 34, S. 429.

8. Einfluss des Lebenszustandes.

Todtenstarre Muskeln und wärmetodte Nerven besitzen, wie schon du Bois-Reymond fand, noch erhebliche, wenn auch im Vergleich zu lebenden geringere Polarisirbarkeit, während Kochen die Polarisation vollständig beseitigt.

Um eine Vorstellung von der Verminderung der Polarisation durch das Absterben zu gewinnen, bediente ich mich der Methode der Durchströmung im gleichen Kreise und alternirenden Untersuchung. Folgende Beispiele verdeutlichen die Ergebnisse.

Beispiel-Nr.	Datum.	Objecte.	Dauer der Durchströmung.	Polarisation des lebenden Cps.	Polarisation des lebenden Milli-Volt.	Polarisation des todten Cps.	Polarisation des todten Milli-Volt.	Verhältniss.
47	24. VII. 84	Sartorien	3 Min.	20, 590	67,2	20, 90	10,2	6,6:1
48[1]	20. VIII. 84	desgl.	14 „	10, 360	68,9	10, 90	17,2	4,0:1
49	11. VIII. 84	Gastroonemien	3 „	10, 320	61,2	10, 110	21,0	2,9:1
50	24. VII. 84	Gastrocn. quer	6 „	10, 320	61,2	10, 80	15,3	4,0:1
51	24. VII. 84	Ischiadici	3 „	5, 690	201,4	5, 420	122,6	1,6:1
52	24. VII. 84	Ischiadici, der todte gekocht.	3 „	5, 950	277,2	5, 30	8,8	31,7:1

Dass der Wärmetod (50°) am Nerven die Polarisation, im Vergleich zum Muskel, wenig schädigt, erinnert lebhaft an die analoge vor 16 Jahren von mir gefundene Thatsache, dass auch das Verhältniss zwischen Längs- und Querwiderstand am Nerven durch blosses Absterben relativ wenig berührt wird[2]).

9. Vergleichung der Polarisirbarkeit des Muskels, des Nerven und anderer Gebilde.

Aus den bisher mitgetheilten Beispielen geht hervor, dass zwar im Allgemeinen der Nerv höhere Polarisationsquotienten zeigt als der Muskel, dass aber gelegentlich auch der Muskel Quotienten ergeben kann, welche den höchsten des Nerven nahe kommen. Ich stelle zunächst die Maximalwerthe einiger Versuche mit langer Schlusszeit zusammen.

---

1) In diesem Versuche wurden beide Muskeln neben einander, also in gleicher Dichte durchflossen (vgl. unten S. 32 f.).

2) Vgl. dies Archiv Bd. 5, S. 231.

Nr.	Organ	Schlusszeit	Grösster Quotient
9.	Muskel	5 Min.	1470 Ohm
16.	Nerv	5 „	1626 „
18.	Muskel	45 „	2539 „
20.	Nerv	171 „	8197 „

Zur Vergleichung der Polarisirbarkeit beider Organe unter möglichst gleichen Bedingungen mussten aber wiederum dieselben von dem gleichen Strome gleich lange durchflossen und gegeneinander, oder alternirend untersucht werden. Dies habe ich schon 1871 gethan, und dabei gefunden, dass der Nerv bei Längsdurchströmung stärker polarisirt wird, als der Muskel, bei Querdurchströmung umgekehrt[1]). Auch in den neuen Vergleichsversuchen zeigte sich auf das Evidenteste die grosse Ueberlegenheit des Nerven, Längsdurchströmung vorausgesetzt.

Beispiel 53. 23. VII. 84. Ein Semitendinosus und ein doppelter Ischiadicus hinter einander durchströmt. 18 Elemente. Schlusszeit 16 Minuten.

Polarisation	des Muskels	des Nerven
	50, 310 = 15,7 M.-Volt.	2, 998 = 429,1 M.-Volt.

Dieser ausserordentliche Unterschied könnte indess darauf beruhen, dass bei Durchströmung beider Organe im gleichen Kreise die Dichte im Nerven bedeutend grösser ist als im Muskel. Mit Rücksicht hierauf war schon ein möglichst dünner Muskel, der Semitendinosus, zum Vergleich gewählt worden. Die Ueberlegenheit des Nerven zeigt sich aber auch dann, wenn derselbe einem Muskel angelegt und mit diesem zusammen durchströmt wird; aus leicht ersichtlichen Gründen kann sie jedoch hier nur sehr geschwächt zu Tage treten.

Beispiel 54. 16. VIII. 84. Ein Adductor magnus mit angelegtem dreifachen Ischiadicus, und ein Adductor allein, hinter einander durchströmt. 18 Elemente. Schlusszeit 3 Minuten.

Polarisation	des Muskels allein	des Muskels mit Nerven
	5, 260 = 73,9 M.-Volt.	5, 325 = 94,9 M.-Volt.

Zur grösseren Sicherheit habe ich nicht unterlassen, die beiden zu vergleichenden Organe neben einander von der gleichen Kette durchströmen zu lassen, und beide alternirend zu untersuchen. Ich

1) Vgl. dies Archiv, Bd. 5, S. 246.

unterlasse es, die specielle Versuchsanordnung zu erläutern. Auch hier zeigt sich die bedeutend grössere Polarisirbarkeit des Nerven.

Beispiel 55. 19. VIII. 84. Ein Sartorius und ein 4facher Ischiadicus mit gleicher Dichte durchströmt. 18 Elemente. Schlusszeit 5 Minuten.

Polarisation	des Muskels	des Nerven
	10, 360 = 68,9 M.-Volt.	1, 750 = 382,5 M.-Volt.

Es ist also nunmehr mit völliger Sicherheit festgestellt, dass der Nerv longitudinal eine sehr viel grössere specifische Polarisirbarkeit hat als der Muskel.

Neue Vergleichungen der Querpolarisirbarkeit habe ich aus den oben S. 24 angeführten Gründen nicht vorgenommen.

Bei directer Gegensetzung von Muskel und Nerv zeigt sich nicht selten eine doppelsinnige Ablenkung, indem zuerst die Polarisation des Nerven, dann die des Muskels überwiegt. Der Grund liegt offenbar, ganz ähnlich wie in dem Falle von S. 19, in dem schnelleren Schwinden der ersteren (vgl. S. 10); auch sieht man, wenn schliesslich die Muskelpolarisation überwiegt, in characteristischer Weise die Ablenkung langsam grösser statt kleiner werden, wiederum aus gleichem Grunde wie in dem angeführten Falle.

Von anderen thierischen Organen habe ich nur Sehnen mehrfach untersucht, welche du Bois-Reymond wie die meisten Gewebe innerlich polarisirbar gefunden hatte [1]). Zunächst zeigte sich in Gegensetzungsversuchen die Polarisation derselben ausnahmslos kleiner als die des Muskels.

Beispiel 56. 20. X. 87. Gegensetzung von Achillessehne und einem Muskelstrang von gleicher Dicke. 1 Dan. Schlusszeit 30 Sec. Orientirung wie Beispiel 22.

	1. Links Sehne, rechts Muskel.		2. Links Muskel, rechts Sehne.			
					dass. m. 10 Gren.	
	R. 1.	R. 2.	R. 1.	R. 2.	R. 1.	R. 2.
	← 31	→ 30	→ 15	← 20	→ 192	← 175
also es überwiegt	rechts	rechts	links	links	links	links
d. h.	Muskel	Muskel	Muskel	Muskel	Muskel	Muskel

Directe Bestimmungen des Polarisationsquotienten erreichten

1) Untersuchungen über thier. Electr. Bd. II, 2. S. 440.

selbst bei Schlusszeiten von 10 Minuten niemals 100 Ohm, während Muskeln bei 5 Minuten stets über 1000 Ohm ergaben.

Beispiel 57. 19. XI. 87. Achillessehne eines sehr grossen Frosches. 10 mm.

	Dauer.	S	R	i	p	q	Q
Electroden allein	5 Min.	1 Dan.	1	21	20, 3	0,143	1,16
Sehne	8 „	„	2	13	„ 87	6,7	59,2
„	5 „	10 Grenn.	1	127	„ 350	2,8	24,7

Von hohem Interesse schien es, die Polarisation des Muskels und Nerven mit derjenigen einiger unorganischen Combinationen zu vergleichen. Am nächsten lag es, diejenigen Polarisationen heranzuziehen, auf welche man allenfalls diejenige des Muskels und Nerven zurückzuführen versucht sein könnte. Es handelt sich hier hauptsächlich um zwei Fälle, nämlich die Polarisation zwischen ungleichartigen Electrolyten, und diejenige poröser Halbleiter.

Der erstere Fall, welcher seit der ersten Arbeit du Bois-Reymond's[1]) keine weitere Untersuchung gefunden hat, und über welchen quantitative Angaben bisher überhaupt nicht existirten, gab mir Veranlassung zu einer eingehenden besonderen Untersuchung, deren Ergebnisse ich an anderer Stelle veröffentlicht habe[2]). Die grössten daselbst gefundenen Polarisationsquotienten (dieselben liegen meist unter 1 Ohm, und erreichen bei gewissen Combinationen, nämlich Salzlösungen mit Wasser, etwa 40 Ohm) liegen unvergleichlich tief unter denjenigen der Muskeln und Nerven. Man kann sagen: die Polarisation der Flüssigkeiten verhält sich zu derjenigen der Muskeln und Nerven etwa wie die Kraft der Flüssigkeitsketten zu derjenigen der thierischen Theile. Zum Ueberfluss sei hier noch eine directe Vergleichung angeführt, in welcher die verglichenen Leiter hinter einander in gleichem Kreise durchströmt und alternirend untersucht wurden.

---

1) Monatsber. d. Berliner Acad. 1856, S. 395. (Ges. Abhandlg. Bd. I, S. 1). Ferner Untersuchungen über thierische Electricität, Bd. II, 2. Schlusslieferung, S. 398 ff.

2) Nachrichten d. Göttinger Ges. d. Wissensch. 1887. Nr. 11 (20. Juli), S. 326.

Beispiel 58. 19. VIII. 84. Ein Sartorius (Strecke 25 mm) und eine mit Wasser über gesättigter Zinksulphatlösung beschickte Polarisationsvorrichtung [1]) hinter einander durchströmt. 18 Elemente. Schlusszeit 5 Min.

Polarisation des Muskels	der Flüssigkeitscombination
10, 355 = 67,9 M.-Volt.	200, 90 = 1,2 M.-Volt.

Ebenso minimal im Vergleich zur Polarisation des Muskels und Nerven ist diejenige einiger von mir untersuchten porösen Halbleiter, nämlich Kochsalzthon und Zinksulphatthon.

Beispiel 59. 25. II. 84. Cylinder von Kochsalzthon zwischen Thonspitzen (wie ein Muskel). Strecke 20 mm. 18 Elemente. Schlusszeit 4 Min.

Intens.	Polar.	Quotient.
62 sc. = 8,0 M.-Amp.	500, 22 = 0,077 M.-Volt.	0,009 Ohm.

Auch Beispiel 57 kann in seiner ersten Zeile hier figuriren; die Thonspitzen allein gaben 1,16 Ohm. Der Betrag ist hier viel grösser als in Beispiel 59, trotz viel kürzerer Strecke, weil der Strom viel schwächer ist (nämlich 0,21 M.-Ampère).

Beispiel 59a. 25. II. 84. Cylinder von Zinksulphatthon. 18 Elemente. Schlusszeit 4 Minuten.

Intens.	Polar.	Quotient.
74 sc. = 9,25 M.-Amp.	500, 70 = 0,24 M.-Volt.	0,026 Ohm.

Weiter kann die Vergleichung der thierischen Polarisation mit derjenigen der Metalle in Flüssigkeiten in Betracht kommen. Was zunächst die Polarisationsmaxima betrifft, so geht aus allem Vorstehenden hervor, dass beim Muskel und Nerven in meinen Versuchen kein Maximum erreicht worden ist. Die höchsten überhaupt von mir beobachteten absoluten Werthe waren:

Beispiel 60. 23. VII. 84. Nerv, 18 Elem. 16 Min. 429,1 M.-Volt.

Beispiel 61. 20. II. 84. Muskel, 18 Elem. 7 Min. 83,3 M.-Volt.

Das Polarisationsmaximum des Platins in verdünnter Schwefelsäure beträgt ca. 2330, das des Kupfers ca. 790 Milli-Volt. Die Polarisation eines Nerven kann also eine Kraft erreichen, welche derjenigen der Metalle einigermassen nahe kommt.

Es schien von Interesse, in denselben Kreis einen Muskel oder Nerven und eine metallische Polarisationszelle, z. B. ein

1) S. die Beschreibung und Abbildung a. a. O.

Knallgasvoltameter einzuführen, und die Polarisation beider zu vergleichen. In solchen Versuchen zeigt sich bei kurzen Schliessungen ein enormes Ueberwiegen der Metallpolarisation, bei langen Schliessungen dagegen kommt eine Polarisation des thierischen Theiles überhaupt nicht zu Stande, offenbar weil schon bald nach der Schliessung der Strom im Kreise sich durch die Polarisation des Voltameters annullirt, und die anfangs erreichte Polarisation des thierischen Theiles sich im geschlossenen Kreise depolarisirt.

In gewissen Beziehungen steht bekanntlich ein von einer Flüssigkeit umhüllter Metalldraht, dessen flüssiger Mantel durchströmt wird, kurz gesagt, der Matteucci'sche Kernleiter, den polarisirbaren thierischen Gebilden nahe, und es schien von Interesse, auch den Polarisationsquotienten dieser Combination mit denjenigen der thierischen Theile zu vergleichen. Da diese Versuche auch noch in anderer Beziehung Bedeutung haben, so gehe ich etwas näher auf sie ein.

Der Leiter bestand aus einem mit Ansätzen versehenen horizontalen, mit gesättigter Zinksulphatlösung gefüllten Glasrohr, durch welches ein Platindraht gespannt war. In zweien der Ansätze steckten je zwei, sich gegenseitig nicht berührende, amalgamirte Zinkdrähte, von denen je einer dem Kettenkreise, der andere dem Galvanometerkreise angehörte. Es war also auch hier, wie bei den Muskel- und Nervenversuchen, vermieden, die Kettenelectroden zugleich als Boussolelectroden zu benutzen. Im Uebrigen war Anordnung und Verfahren genau wie bei jenen. Folgendes sind die Ergebnisse.

1) Mit zunehmender Intensität nimmt der Polarisationsquotient merklich zu, aber viel langsamer als jene.

Beispiel 62. 10. II. 86. Weite des Rohres 7 mm. Abstand der beiden zur Zu- resp. Ableitung benutzten Ansätze 45 mm. Schlusszeit 5 Sec.

S 1 Dan. mit	*R*	*i*	*J*	*p*	*P*	*Q*
100 d B. Nbschl.	1	26	0,1513	100, 27	0,555	3,688
200 „	2	63	0,3666	„ 145	2,974	8,112
500 „	1	142	0,8264	„ 365	7,495	9,069
1000 „	2	242	1,4084	50, 620	24,459	17,366
2000 „	1	282	1,6411	20, 350	29,711	18,104
10000 „	2	373	2,1708	„ 522	46,083	21,229

2) Vermehrung der Kerndrähte steigert die Polarisationsquotienten nicht erheblich.

Beispiel 63. 12. II. 86. Ganz wie im vorigen Versuch, jedoch mit 3 Kerndrähten.

S 1 Dan. mit	R	i	J	p	P	Q
100 dB. Nbschl.	1	43	0,2503	100, 275	5,650	22,573
200 „	2	77	0,4480	„ 550	11,297	25,216
500 „	1	187	1,0882	50, 825	32,546	29,908
1000 „	2	252	1,4665	20, 650	57,384	39,130
2000 „	1	290	1,6877	10, 410	61,60	36,499
10000 „	2	365	2,1242	„ 545	81,96	38,583

3) Die Lage der Kerndrähte im Rohre hat keinen merklichen Einfluss; es ist gleichgültig ob sie vereinigt sind oder sich nicht berühren; ob sie am Boden oder in der Axe des Rohres liegen. Etwas mehr Einfluss hat es, ob die zu- und ableitenden Zinkdrähte mehr oder weniger tief in die Ansatzröhren eintauchen; im letzteren Falle ist Q kleiner.

4) Dagegen steigt der Polarisationsquotient sehr bedeutend mit zunehmender Enge des Rohres, oder, was auf dasselbe hinauskommt, wenn statt des Kernrohrs ein besponnener Metalldraht mit befeuchteter Bespinnung genommen wird. Ferner ist er bei kleinem Abstand der Electroden beträchtlich kleiner. Dies beides erläutern die folgenden Beispiele.

Beispiel 64. 14. II. 86. Enges Rohr (3 mm) mit den 3 Kerndrähten des vorigen Versuchs.

Electrodenabstand.	S	R	i	J	p	P	Q
330 mm.	100 dB.	1	30	,00805	ca. 10, 410	61,6	ca. 7652
„	200 „	2	61	,01636	5, 600	193	8496
„	500 „	1	125	,03350	> 1, 800	> 326,7	> 9752
25 mm.	100 „	2	468	,1255	100, 90	1,848	14,7
330 „	100 „	1	43	,01154	10, 760	114,22	9898

Beispiel 65. 30. IV. 84. Besponnener Platindraht, die Bespinnung mit $ZnSO_4$ getränkt.

S	i	J	p	P	Q
1 D. 1 S. 2 Sec.	6,5	0,00652	10, 650	124,4	19088
3 Min.	„	„	„	„	19088
1 D. 100 S. 2 Sec. 3 Min.	16	0,01605	5, 900	2627,2	16369
1 D. 5000 S.	„	„	„	„	„

Die theoretische Bedeutung dieser Ergebnisse wird weiter unten erörtert werden (sub II. S. 45).

Ich führe noch einige Versuche an, in welchen Kernleiter und Nerv in gleichem Kreise durchströmt und alternirend untersucht wurden.

Beispiel 66. 20. X. 85. Doppelter Ischiadicus, Streckenlänge 10 mm, und Kernleiter, Streckenlänge 45 mm

Strom.	R	Schlusszeit.	Polarisation des Nerven.	Polarisation des Kernleiters.
2 Elemente	1	1 Min.	20, 560 = 84,2 M.-V.	fast 0.
„	2	„	20, 800 = 120,2 „	„ „
18 „	1	3 Min.	0, 498[1]) = 956 „	„ „
			Kernleiter allein durchströmt:	
18 Elemente	2	5 Sec.	—	〉 956 M.-Volt.

Die Widerstände des Nerven und des Kernleiters waren nahezu gleich gross.

Beispiel 67. 21. X. 85. Ebenso, aber 4facher Ischiadicus, und dickerer Platindraht im Kernleiter.

2 Elemente	1	1 Min.	ca. 10, 260 = 39,1 M.-V.	fast 0.
18 „	2	„	ca. 10, 750 = 112,7 „	ca. 10, 25 = 3,8 M.-V.

Stromstärken, welche den Nerven ungemein stark polarisiren, bewirken also am Kernleiter unter Umständen noch keine merkliche Spur von Polarisation. Vermuthlich hat dies darin seinen Grund, dass die äusserst schwachen Ströme, welche bei Einschaltung des Nerven auf den Kernleiter wirken, eine zu vergängliche

1) mit 2 Dan. als Messstrom. Die Kraftmessung war in diesem Falle sehr unsicher, weil der Compensator für so hohe Werthe nicht eingerichtet war. Deshalb ist auch dieser grosse Werth von 956 M.-Volt oben S. 35 nicht berücksichtigt worden.

Polarsation desselben machen; die mächtige gutleitende Hülle begünstigt nämlich hier ungemein die rasche Depolarisation[1]).

II. Bestimmung des Polarisationsquotienten aus der Differenz des scheinbaren Widerstandes bei constanten und Wechselströmen.

Zur Ausführung der zweiten, oben S. 3 besprochenen Methode benutzte ich das Wheatstone'sche Verfahren. Zur Unschädlichmachung des Eigenstromes der thierischen Theile, welcher sich nie völlig ausschliessen lässt, habe ich früher[2]) entweder den thierischen Theil bei den Messungen in zwei entgegengesetzten Richtungen durchfliessen lassen, und aus beiden Resultaten das Mittel genommen, oder ich habe das Galvanometer so unempfindlich gemacht, dass die ablenkende Wirkung der Eigenströme unmerklich wurde, oder endlich, ich habe die durch den Eigenstrom bewirkte abgelenkte Stellung des Magneten bei der Compensation als Nullpunkt angesehen[3]). Seitdem ist nun eine Arbeit von Froelich[4]) erschienen, welche das letztgenannte Verfahren, welches ich als mit geringer Ungenauigkeit behaftet ansah, als absolut genau erkennen lässt. Froelich beweist nämlich, dass auch, wenn electromotorische Kräfte in der Wheatstone'schen Combination enthalten sind, die Bestimmung ein richtiges Resultat giebt, sobald die Schliessung des Messstroms die Ablenkung im Brückenzweige nicht ändert. Mit anderen Worten: Man hat, um richtige Resultate zu erhalten, nicht auf Null zu compensiren, sondern auf diejenige Magnetlage, welche ohne Schliessung des Messstroms vorhanden ist. (Das Froelich'sche Princip ist auch in der oben erwähnten Arbeit des Herrn Boll zur Anwendung gegekommen.)

Natürlich können electromotorische Kräfte, welche erst in Folge des Messstroms entstehen, durch dies Verfahren nicht von der Widerstandsmessung eliminirt werden; hierzu gehört die Polarisation, welche in dem thierischen Gebilde in Folge seiner

1) Vgl. dies Archiv Bd. 38, S. 174 f.
2) Vgl. dies Archiv Bd. 5, S. 223, 251 f., Bd. 39, S. 497 ff.
3) Bd. 39, S. 497.
4) Ann. d. Physik, N. F. Bd. 30, S. 156.

Durchströmung eintritt, und welche so rasch bei der Schliessung sich entwickelt, dass sie auch durch blosse Momentanschliessungen durchaus nicht vermieden wird. Die Polarisation wirkt also als scheinbare Vergrösserung des Widerstandes, und dies ist ja auch die Absicht unseres Versuches.

Werden statt des constanten Stromes als Messstrom Wechselströme angewandt, so soll die Polarisation eliminirt werden. Dies wird um so vollständiger der Fall sein, je geringer innerhalb der Schlusszeit jedes der beiden wechselnden Ströme die Polarisation sich zu entwickeln vermag. Wie weit es der Fall ist, darüber müssen die Versuche selbst Aufschluss geben.

Schon vor 16 Jahren habe ich den Widerstand der Muskeln und Nerven auch mit Wechselströmen bestimmt[1]). Ich bediente mich damals meines Commutators, welcher entsprechend den Umkehrungen des Messstroms auch das Galvanometer im Brückenzweige umschaltete, so dass die Wirkungen auf das Galvanometer stets einsinnig blieben. Ich fand damals nur geringe Differenzen zwischen dem Widerstand gegen constanten und Wechselströme, und gab schon damals als wahrscheinlichen Grund an, dass die Einzelschlüsse lang genug waren, um nahezu die volle Polarisation sich entwickeln zu lassen. Jedoch liess sich die Drehgeschwindigkeit des Commutators nicht weiter steigern, und die Anwendung von rasch wechselnden Inductionsströmen würde ein Dynamometer im Brückenzweige erfordert haben, welches mir nicht zu Gebote stand.

Seitdem hat Fr. Kohlrausch zu gleichem Zwecke das Telephon verwendet, und dies benutzte auch ich. Das Verfahren gestaltete sich also folgendermassen.

Als Messstrom konnte nach Belieben mittels einer Wippe eine constante Kette (1 Daniell) oder die Wechselströme der secundären Spirale eines Inductoriums angewandt werden, in dessen primärem Strom ein selbstthätiger Unterbrecher (s. unten) spielte. Im Brückenzweige befanden sich zwei Schlüssel, deren einer zum Galvanometer, deren anderer zum Telephon eine Nebenschliessung bildete, und die entsprechend dem Messstrom zu benutzen, resp. zu öffnen waren. Das Inductorium befand sich in einem entfernten Zimmer, war also direct nicht hörbar.

---

1) Vgl. dies Archiv Bd. 5, S. 236 ff.

Da für die Wechselstrommethode sehr empfindliche Telephone erforderlich sind, benutzte ich zwei Siemens'sche Präcisionstelephone[1]), welche, damit die Hände frei waren, mittels eines ebenfalls von der Firma Siemens und Halske gelieferten Kopf-Riemzeuges an beiden Ohren befestigt wurden. Ein Schlüssel als Nebenschliessung zu den Telephonen ist unentbehrlich, weil nur durch alternirendes Oeffnen und Schliessen desselben an der Grenze der Compensation entschieden werden kann, ob die Telephone noch tönen oder nicht.

Die Schwierigkeit dieser Versuche liegt in dem Umstande, dass wegen der Grösse der zu messenden Widerstände die Stromzweige in der Brücke schon ehe die Compensation erreicht ist, so schwach werden, dass das Telephon unhörbar wird, trotz seiner bedeutenden Empfindlichkeit; dies ist besonders der Fall, wenn es sich um sehr hohe Töne handelt, wie sie für die Nervenversuche erforderlich werden (s. unten). Man kann daher meist den Compensationspunkt nicht genau bestimmen, weil das Telephon nicht an einem bestimmten Punkte, sondern in einer längeren Strecke des Messdrahtes unhörbar wird; die Mitte dieser Strecke wurde als der wahrscheinliche Compensationspunkt angenommen. Sorgfältig ist darauf zu achten, dass bei den Bestimmungen mit dem Telephon keine offene Stelle im System vorhanden ist, weil in diesem Falle das Telephon durch unipolare Wirkung tönt[2]).

Der Widerstand mit Wechselströmen ergiebt sich beim Muskel stets kleiner als mit constantem Strom. Beim Nerven dagegen sind, wenn man den gewöhnlichen Wagner'schen Hammer zur Unterbrechung nimmt, die beiden Widerstände nicht merklich verschieden. Erst wenn man äusserst frequente Unterbrechungen einführt, tritt auch hier eine Abnahme des Widerstandes durch Wechselströme ein; ich wählte hierzu den Bernstein'schen acustischen Unterbrecher mit dicker und kurzer Feder. Aus den ungemein zahlreichen Versuchen dieser Art führe ich nur wenige als Beispiel an.

---

1) In diesen wird die Entfernung zwischen Eisenplatte und Magnet durch eine feinere Einstellung, als sie die gewöhnlichen Siemens'schen Telephone haben, regulirt. Ausserdem ist die Windungszahl sehr gross.

2) Vgl. dies Archiv Bd. 16, S. 505. — So gelingt es z. B. wegen des unipolaren Tönens nicht, den durch Wechselströme erzeugten extrapolaren Electrotonus mit dem Telephon zu beobachten.

Beispiel 68. 7. III. 86. Doppelter Ischiadicus. Streckenlänge 7 mm. Wagner'scher Hammer. Rolle ganz aufgeschoben.

Gegenstand der Widerstandsmessung	Strom	Vergleichswiderstand (Siem.)	Compens. Stellung.	Berechn. Wdrstand (Siem.) brutto	Berechn. Wdrstand (Siem.) netto	Differenz.
Röhrenelectroden für sich	Const.	2000	695	4557		
	„	4000	526	4439		
„	Wechs.	4000	525	4421		
Nerv.	Const.	9000	800	36000	31561	ca. 0
„	Wechs.	9000	ca. 800	ca. 36000	ca. 31551	

Beispiel 69. 12. III. 86. Sartorius, 10 mm. Wagner'scher Hammer.

Electroden	Const.	2000	660	3882		
„	Wechs.	2000	660	3882		
Muskel laterale	Const.	2000	885	15391	11509	
Längszuleitung (s.	„	5000	750	15000	11118	
oben S. 22).	„	9000	625	15000	11118	
	Wechs.	9000	ca. 590	ca. 12951	ca. 9069	ca. 2049
	Const.	9000	625	15000	11118	
(Pause.)	Wechs.	4000	740	11385	7503	3699
	Const.	4000	790	15084	11202	

Beispiel 70. 26. III. 86. Muskeln und Nerven. Acustischer Unterbrecher. Hoher Ton. Schwingungszahl 792, also Stromfrequenz 1584 p. Sec.

Electroden	Const.	1000	645	1817		
	Wechs.	„	„	1817		
2 Sartorien zusammengelegt, laterale Zuleitung.	Const.	9000	525	9948	8131	
	Wechs.	„	ca. 465	ca. 7822	ca. 6005	ca. 2000
	Const.	„	520	9750	7933	
Dieselben mit starren Enden (lebende Strecke 5—8 mm.)	„	„	430	6790	4973	
	Wechs.	„	385	5634	3817	1225
	Const.	„	435	6929	5112	
Semimembranosus longit. 15 mm, laterale Zuleitung.	„	„	427	6707	4890	2070
	Wechs.	„	340	4687	2820	
Derselbe, quer	Const.	„	435	6929	5112	1976
	Wechs.	„	355	4953	3136	
Gastrocnemius quer	Const.	„	380	5516	3699	ca. 1659
	Wechs.	„	ca. 300	ca. 3857	ca. 2040	
Ischiadicus 4 fach.	Const.	„	580	12429	10612	ca. 739
	Wechs.	„	ca. 565	ca. 11690	ca. 9873	
. Gastrocnemius, gekocht.	Const.	2000	580	2762	945	0
	Wechs.	„	580	2762	945	

Am Muskel sind die Differenzen $\Phi'-\Phi$, wie zu erwarten war (vgl. oben S. 3 und Anhang I), von annähernd derselben Ordnung, wie die auf anderem Wege gefundenen Polarisationsquotienten. Dass sie im Allgemeinen grösser sind, beruht un-

zweifelhaft zum Theil auf dem Umstande, dass bei den Umlegeversuchen wegen der raschen Abnahme der Polarisation nie der volle Polarisationsbestand zur Beobachtung kommt. Ein anderer Grund liegt möglicherweise in der mit der Anwendung der Wechselströme verbundenen Erregung, welche bekanntlich den scheinbaren Widerstand des Muskels herabsetzt, so dass der Unterschied im Widerstande bei constanten und Wechselströmen vergrössert erscheinen muss. Wenn jedoch, wie aus anderen Gründen zu vermuthen ist[1]), die Ursache der Widerstandsverminderung bei der Erregung in verminderter Polarisirbarkeit liegt, so ist der genannte Umstand ohne Einfluss, da ja die Wechselströme die Polarisirbarkeit überhaupt eliminiren. Vgl. übrigens auch S. 48.

Am Nerven sind die Unterschiede im Widerstande gegen constante und Wechselströme auffallend gering, und treten überhaupt erst bei sehr frequentem Stromwechsel hervor; $\Phi'—\Phi$ erreicht niemals auch nur annähernd den theoretisch geforderten Werth, d. h. den Werth von Q. Die einzige zulässige Erklärung hierfür liegt darin, dass die Wechselströme beim Nerven die Polarisation gar nicht oder nur unvollkommen beseitigen. Die Beseitigung der Polarisation durch Wechselströme beruht vor Allem darauf, dass die Polarisation in der kurzen Zeit jeder Stromrichtung sich nicht in merklichem Grade zu entwickeln vermag (vgl. Anhang II). Für den Nerven trifft dies nun offenbar nicht mehr zu; selbst wenn jeder Strom nur $^1/_{1584}$ Sec. dauert, ist die Polarisation keineswegs vollständig eliminirt, und bei gewöhnlicher Frequenz sogar nicht einmal merklich geschwächt. Wir entnehmen hieraus die wichtige Folgerung, dass die Polarisation des Nerven sich in ungemein kurzer Zeit entwickelt.

Auch am Kernleiter habe ich Versuche über den scheinbaren Widerstand bei constanten und Wechselströmen angestellt. Während hier wegen der relativ geringen Widerstände die telephonische Messung leicht und genau ist, sobald das Rohr keinen Kerndraht enthält, zeigt sich bei Anwesenheit des Kerndrahtes der eigenthümliche Umstand, dass das Telephon bei keiner Stellung des Schiebers völlig schweigt. Den theoretischen Grund, welchen einzusehen nicht allzu schwierig ist, hier zu erörtern, würde zu weit führen. Man muss sich also darauf beschränken, die Stelle des

1) Vgl. dies Archiv Bd. 24, S. 289 ff., Bd. 35, S. 50 ff.

schwächsten Tönens aufzusuchen, was natürlich nur annähernd möglich ist.

Es zeigt sich nun, dass der Widerstand gegen Wechselströme beträchtlich geringer ist als gegen constante. Wird der Kerndraht entfernt, so wird selbstverständlich der Widerstand gegen constante und Wechselströme gleich gross, und zwar ist er, was sehr bemerkenswerth ist, nunmehr ungefähr so gross, wie mit Kerndraht bei constantem Strome. Hieraus ergiebt sich, dass der constante Strom auch bei vorhandenem Kerndraht die Leitung durch denselben nicht benutzt, offenbar weil die Polarisation die ins Metall eintretenden Stromfäden annullirt.

Zweitens zeigt sich der Widerstand des Kernleiters bei Wechselströmen von der Streckenlänge unabhängig, dagegen bei constanten Strömen der Streckenlänge ziemlich proportional; letzteres ist natürlich nach Beseitigung des Kerndrahtes bei beiden Stromarten der Fall. Wir entnehmen diesen Erfahrungen, dass der Strom bei Beseitigung der Polarisation fast ausschliesslich den Kerndraht zur Leitung benutzt, so dass gegenüber dem Widerstande der Flüssigkeitswege zwischen Electroden und Kerndraht die Längen des letzteren nicht in Betracht kommen. Der Strom geht also mit Polarisation fast gar nicht, ohne Polarisation fast ausschliesslich durch den Kerndraht.

Beispiel 71. 5. III. 86. Kernleiter, Durchmesser des Rohres 7 mm im Lichten. Platindraht als Kern.

	Messstrom.	Vergleichswiderstand.	Compens. Stellung.	Berechn. Widerstd.
Abgeleitete Strecke $4^1/_2$ cm.				
Ohne Kerndraht.	Const.	500	510	520
	Wechs.	"	ca. 510	ca. 520
Mit Kerndraht.	"	100	ca 660	ca. 194
	"	200	ca. 490	ca. 192
	Const.	"	730	541
Abgeleitete Strecke $31^1/_2$ cm.				
Mit Kerndraht.	Const.	500	834	2512
	"	2000	570	2651
	Wechs.	"	ca. 90	ca. 200
	"	200	ca. 500	ca. 200
Ohne Kerndraht.	"	1000	680	2125
	"	2000	515	2124
	Const.	"	512	2098
	"	1000	680	2125

Eine Bestätigung der obigen Resultate liefern Versuche, in welchen der Kerndraht in seiner Continuität unterbrochen werden kann, indem er aus einem der Röhrenansätze heraus ins Freie geführt und dort mit einer Unterbrechungsvorrichtung versehen wird[1]). Die Continuität des Kerndrahtes hat für den Widerstand gegen constante Ströme keine Bedeutung, wohl aber für denjenigen gegen Wechselströme. Dass der Einfluss im letzteren Falle nicht noch grösser ist als beobachtet wird, liegt daran, dass die beiden Theile des unterbrochenen Kerndraths sich in der Flüssigkeit sehr nahe liegen.

Beispiel 72. 6. III. 86. Wie voriges, aber der Kerndraht in der Mitte der (18 cm langen) Strecke unterbrechbar.

	Mess-strom.	Vergleichs-widerstand.	Compens. Stellung.	Berechn. Widerst.
Kern geschlossen.	Wechs.	200	ca. 475	ca. 181
	Const.	2000	415	1419
	„	5000	220	1411
	„	1000	590	1439
Kern unterbrochen.	„	„	590	1439
	„	2000	415	1419
	Wechs.	„	ca. 155	ca. 367
	„	500	ca. 470	ca. 343
Kerndraht beseitigt	„	„	740	1423
	„	2000	450	1636
	Const.	„	430	1509

Schaltet man in die Kernlücke ein empfindliches Galvanometer ein, so erhält man bei constantem Strome eine starke Ablenkung, welche aber rasch abnimmt, ohne völlig zu verschwinden. Der Grund liegt darin, dass die Entwicklung der Polarisation am Kerndraht Zeit braucht.

Die oben S. 36 f. mitgetheilten Resultate werden nunmehr vollkommen verständlich. Da $Q = \Phi' - \Phi$, und letzteres nach dem eben Entwickelten gleich dem Widerstande der flüssigen Hülle, so muss auch das S. 36 f. direct gefundene Q annähernd den Widerstand der flüssigen Hülle darstellen. Es ist nun begreiflich, warum wir Q so sehr abhängig von Länge und Querschnitt des Rohres, dagegen sehr wenig, resp. gar nicht abhängig von Stromintensität, Zahl der Kerndrähte und Lage derselben fanden.

1) Vgl. dies Archiv Bd. 6, S. 313.

III. Verhältniss der Polarisation zum Leitungswiderstande. Wahre Grösse der Polarisation.

Die bisherigen Versuche ergeben, dass die Polarisation im Nerven mit unglaublicher Geschwindigkeit entsteht, so dass die Wechselströme sie keineswegs zu elimininiren oder auch nur in merklichem Grade zu vermindern vermögen, sondern der scheinbare Widerstand gegen constante und Wechselströme fast derselbe ist. Ohne Zweifel verschwindet die Polarisation des Nerven, wenigstens nach langen Schliessungen, langsamer als sie entsteht, sonst wäre es nicht begreiflich, dass die Bestimmung von Q durch den Nachstrom günstigere Resultate liefert, als die durch die zweite Methode. Beim Muskel ist die letztere die vortheilhaftere.

Trotzdem entsteht auch beim Muskel die Polarisation so schnell, dass es schon einer schnellen Folge von wechselnden Inductionsströmen bedurfte, um sie merklich zu vermindern. Sehr bemerkenswerth ist es, dass einzelne Inductionsströme die Polarisation auch des Muskels in vollem Maasse entwickeln; dies ist zwar nicht durch Nachstrom, wohl aber durch Widerstandsmessung festzustellen. Schon 1871 habe ich mitgetheilt[1]), dass die kürzesten Schliessungen des Messstroms bei der Wheatstone'schen Methode den (scheinbaren) Widerstand ebenso gross ergeben, wie längere, und ich kann jetzt hinzufügen, dass dies auch der Fall ist, wenn statt des constanten Stromes ein Inductionsstrom als Messstrom benutzt wird. Bei meiner Spiegelboussole mit ihrem ungemein leichten Magneten von geringem Trägheitsmoment hat dies nicht die mindesten Schwierigkeiten, wenn statt des sonst benutzten Daniells ein grosser Bunsen im primären Kreise gebraucht wird. Ich führe ein Beispiel an, bei welchem zugleich noch einmal der Längs- und Querwiderstand verglichen wurde.

Beispiel 72a. 29. XI. 87. Sartorius-Quadrat (ziemlich kleiner Frosch) zwischen Papierbäuschen wie oben S. 18. Wheatstone'sche Messung, abwechselnd mit constanten und mit (einzelnen) Inductionsströmen. Langes Inductorium, 1 gr. Bunsen i. primären Kreise, Rolle ganz aufgeschoben. Vergl.-Widerstand 10000.

---

1) Dies Archiv, Bd. 5, S. 234 f.

	Messstrom.	Compens.-Stellung.	Widerstand brutto.	Widerstand netto.
Electroden incl. Papier.	Const.	170	2048	—
	Induct.	170		
Längseinschaltung	Induct.	298	4245	2197
	Const.	298		
Quereinschaltung	Induct.	665	19851	17803
	Const.	665		

Längs : Querwiderstand beim Inductionsstrom (wie beim constanten) = 1 : 8,1.

Man weiss nun, was man davon zu halten hat, wenn J. Rosenthal glaubt, durch kurze Schliessungen schwacher Ströme die Polarisation des Muskels von der Widerstandsmessung ausgeschlossen zu haben [1]). Meine soeben citirte Angabe ist ihm ebenso entgangen, wie die andre, dass die allerschwächsten Ströme ebenfalls genau den gleichen Widerstand ergeben, wie starke [2]). Schon wenn man ein Daniell'sches Element verwendet, ist bekanntlich der Stromzweig im Muskel wegen der Nebenschliessung durch den kurzen Messdraht sehr schwach; wie nun erst, wenn 1 Dan. mit 2 mm Rheochorddraht als Nebenschliessung (s. a. a. O.) als Messstrom dient. Schwächere Ströme hat sicher auch Rosenthal nicht verwendet, obgleich er sein Microgalvanometer anwandte [3]). Sein Ergebniss, dass der Querwiderstand des Muskels den Längswiderstand nicht übertrifft, ist also auf dem Wege, dass er die Polarisation ausgeschlossen habe, so sehr dies meine Behauptung, dass der Querwiderstand nur wegen Polarisation grösser sei, bestätigen würde [4]), schlechterdings nicht zu erklären, sondern es ist eben thatsächlich falsch, ohne Zweifel wegen der von mir nachgewiesenen Fehlerquellen [5]).

1) Biolog. Centralbl. Bd. 6 (1886/87), S. 596.

2) Dies Archiv Bd. 5, S. 252.

3) Dies Instrument, dessen Vorzüge nach Rosenthal's Ansicht seine Versuche erst ermöglicht hätten, ist mit seinem trägen Magnethebel gewiss für sehr kurze schwache Ströme nicht empfindlicher als meine Boussole, die schon damals (a. a. O. S. 235 u. Anm.) ein ungemein leichtes Magnetgehänge hatte (vgl. auch unten Anhang III, 1) und welche z. B. die negative Schwankung bei einer Einzelzuckung ungemein schön zeigt.

4) In seinem mündlichen Vortrage hatte Rosenthal seine Untersuchung keineswegs wie eine Bestätigung meiner Befunde hingestellt.

5) Vgl. dies Archiv Bd. 39, S. 496, 497.

Kehren wir zum Muskel zurück, so ist es nunmehr unzweifelhaft, dass schon in dem Widerstande bei sehr kurzen Schlüssen ein gut Theil Uebergangswiderstand stecken muss, denn dieser Widerstand ist bei längeren Schlüssen, welche eine nachweisbare Polarisation hinterlassen, nicht grösser als bei kurzen. Dass er bei raschen Wechselströmen wesentlich verkleinert wird, hat also, wie uns nun klar wird, seinen Grund weniger in Beseitigung der Polarisation, als darin, dass das im Vergleich zum Entstehen trägere Schwinden die neue Stromrichtung mit der Polarisation der vorigen in Superposition bringt.

Sehr wünschenswerth wäre es nun, eine bestimmtere Vorstellung zu gewinnen, ein wie grosser Antheil des scheinbaren Widerstandes eines Muskels oder Nerven auf Polarisation beruht. Nach den im ersten Abschnitt gewonnenen Zahlen wäre der Uebergangswiderstand selbst in seiner grössten Entwicklung immer noch ein ziemlich unbedeutender Theil des (scheinbaren) Gesammtwiderstandes. So erreichte er z. B. in Nr. 20 bei einem Doppelnerven von $16^1/_2$ mm Strecke, dessen Widerstand auf mindestens 35000 Ohm zu veranschlagen ist, einen Werth von etwa 8000 Ohm, und in Nr. 21 bei einem einfachen Nerven von 40 mm Strecke (etwa 200000 Ohm) 7500 Ohm. An einem Gracilis von $21^1/_2$ mm Strecke und vielleicht 30000 Ohm betrug der Uebergangswiderstand in Nr. 18 2539 Ohm.

Eine wesentlich andere Vorstellung freilich gewinnen wir aus dem Umstande (vgl. oben S. 17), dass bei langer Schliessung die Polarisation des Nerven die Intensität des Stromes um weit mehr als die Hälfte vermindern kann; folglich muss doch wohl der Uebergangswiderstand die Grösse des eigentlichen Widerstands erreichen und sogar um Vieles überschreiten können.

In der That liegen die von uns auf dem bisherigen Wege gefundenen Werthe ohne Zweifel, wie schon eingangs erwähnt, (S. 4), weit unter den wirklichen und sind höchstens als untere Grenzwerthe zu betrachten; denn die erste Methode lehrt uns nur denjenigen Betrag der Polarisation kennen, der eine gewisse Zeit nach der Oeffnung noch besteht, und die zweite würde ebenfalls nur dann den vollen Werth ergeben, wenn die Wechselströme die Polarisation eliminirten, was beim Nerven nicht, beim Muskel ohne Zweifel nur unvollkommen der Fall ist, ja sogar in aller Strenge niemals der Fall sein kann. Ganz andere Vorstellungen von der

Grösse der Polarisation würden wir wohl gewinnen, wenn es ein Verfahren gäbe, sie im Schliessungszustande zu messen.

Zum Glück giebt es aber einen Weg, um indirect eine richtigere Vorstellung zu erlangen. Wir sahen oben (S. 16 f.) wie sehr die Polarisation mit der Dauer der Schliessung wächst. Dies muss nothwendig auch in einer Zunahme des messbaren Widerstandes während der Schliessung einen Ausdruck finden und diese Erscheinung könnte uns eine Vorstellung von dem wirklichen Betrage des Uebergangswiderstandes verschaffen.

Das hier theoretisch erschlossene Wachsthum des Widerstandes mit der Schliessungszeit habe ich nun in der That schon vor 16 Jahren gefunden und mitgetheilt[1]), und habe jetzt diese Erscheinung genauer studirt. Es wurde einfach nach dem Wheatstone'schen Verfahren der Widerstand eines Muskel- oder Nervenstücks gemessen, der Messstrom aber geschlossen gelassen und durch beständiges Compensiren die Zunahme des Widerstandes festgestellt.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind folgende. Bestimmt man den Widerstand mit möglichst kurzen Schliessungen des Messstroms, indem man je nach der Richtung des Ausschlages die Schieberstellung corrigirt, bis die Compensationsstellung gefunden ist, so zeigt sich dieser Widerstand sehr beständig. Nach einer Viertelstunde findet man fast denselben Werth wie vorher; vorkommende Zunahmen sind höchst unbedeutend.

Lässt man jedoch den Messstrom geschlossen, so sieht man das Scalenbild sofort eine ziemlich rasche Wanderung beginnen, im Sinne einer Widerstandszunahme, und man muss den Schieber immer weiter vorschieben, um die Compensation zu unterhalten. Die Zunahme dauert am Muskel meist 15—20 Minuten und wird dann allmählich unmerklich. Oeffnet man jetzt den Messstrom, so sinkt der Widerstand in einer oder wenigen Minuten auf seinen ursprünglichen Werth zurück; ein Beweis, dass die Zunahme nicht auf Eintrocknung des Präparates oder dgl. beruhte, was ja schon aus der Constanz des Widerstandes bei offenem Messstrom hervorgeht. Noch rascher sinkt der Widerstand auf den ursprünglichen Werth, wenn man statt den Messstrom zu öffnen, das Präparat

1) Dies Archiv Bd. 5, S. 227, 230.

mittels einer Wippe[1]) in umgekehrtem Sinne eingeschaltet. Also beruht die Widerstandszunahme unzweifelhaft auf Zunahme der Polarisation. Sie ist ferner um so beträchtlicher, je dünner der verwendete Muskel, d. h. je grösser die Stromdichte.

Die absolute Grösse der Zunahme ist sehr bedeutend; es ist gar nichts Seltenes, dass ein Anfangswiderstand von 18000 Ohm in 12 Min. auf 30000, d. h. um 12000 steigt (s. Beispiel 73).

Folgender Umstand bedarf noch einer Erwägung. Nach dem oben S. 39 Gesagten muss, dem Froelich'schen Theorem entsprechend, immer auf den Magnetstand compensirt werden, welcher ohne Messstrom vorhanden war. Während der längeren Schlusszeit des Messstroms ändert sich aber dieser Stand, wie man beim Oeffnen des ersteren sieht. Es fragt sich also: ist bei dem beständigen Corrigiren der Compensation auf den ursprünglichen Magnetstand zu compensiren oder auf denjenigen, welcher jetzt nach Oeffnung des Messstroms auftritt? Die erwähnte Aenderung des Ruhestandes ist, wie man sofort sieht, Folge bleibender oder nur sehr langsam schwindender Polarisation. Compensirt man also stets auf den augenblicklichen Ruhestand, so schliesst man diesen permanenten Antheil der Polarisation von der Widerstandsbestimmung aus, während bei Compensation auf den ursprünglichen Stand jede Veränderung gegen den ursprünglichen Zustand im thierischen Theil als polarisatorischer Uebergangswiderstand in Rechnung kommt, also auch solche, welche aus anderen, zufälligen Ursachen (z. B. Aenderung von Demarcationsströmen) stammen. Das erstere Verfahren ist aber, wie man leicht sieht, gegen das Princip unseres Versuchs, und die Fehler des letzteren Verfahrens so gering, dass sie nicht in Betracht kommen. In vielen Versuchen habe ich beide Verfahren nebeneinander ausgeführt; auch das erste ergiebt ein beträchtliches Wachsthum des Widerstands, aber natürlich ein etwas geringeres als das letztere.

Am Nerven ist das Wachsthum des Widerstands zwar ebenfalls ungemein deutlich, aber bei 1 Dan. von unmerklicher Langsamkeit. Um es kräftig zu machen, bedarf es eines starken Messstroms (man bedenke, dass nur ein kleiner Bruchtheil des

---

1) Diese Wippe muss in den Kreis des Messstroms, und nicht in denjenigen des Muskels eingeschaltet sein, damit sie die Beziehung der Eigenablenkung des letzteren (s. oben) zur Boussole nicht ändert.

Messstroms durch den thierischen Theil geht, da der Messdraht eine Nebenschliessung bildet). Um das Wachsthum in Muskel und Nerv bei gleichem Strome zu vergleichen, bildete ich ganz einfach ein Wheatstone'sches System, in welchem sich, statt wie sonst thierischer Theil und Rheostat, Nerv und Muskel gegenüberstanden. Man beobachtet hier natürlich nur das Verhältniss ihrer Widerstände. Hier zeigt sich nun sehr schön, dass sehr rasch das Verhältniss sich zu Gunsten des Muskels ändert, d. h. dass der Widerstand des Muskels bei gleichem Strome viel entschiedener wächst als der des Nerven (vgl. unten Beispiel 82). Dies rührt vermuthlich davon her, dass der Nerv sich gleich anfangs vollständiger polarisirt als der Muskel.

Am Muskel zeigt sich ferner bei rein longitudinaler Durchströmung (von zwei künstlichen Querschnitten aus) kaum eine Spur von nachträglicher Widerstandszunahme, während bei Zuleitung vom Längsschnitt aus dieselbe sehr stark ist. Noch stärker ist sie bei querer Durchströmung.

Wärmestarre Muskeln zeigten nur eine sehr geringe, gekochte Muskeln gar keine nachträgliche Widerstandszunahme.

Die Erscheinung der Widerstandszunahme während der Durchströmung erinnert etwas an den „secundären Widerstand“ du Bois-Reymond's[1]; jedoch weisen folgende Umstände sofort jede Analogie mit dieser Erscheinung zurück: der secundäre Widerstand tritt nur bei ungemein starken, unser Phänomen schon bei den allerschwächsten Strömen auf. Ferner bewirkt das Umlegen dort eine ganz allmähliche, bei uns im Gegentheil im ersten Augenblick die stärkste Abnahme des Widerstands.

Ich führe nun einige Beispiele als Beläge für das Gesagte an.

Beispiel 73. 7. XI. 87. Kleiner Sartorius, longitudinal, Strecke 10 mm, Längsschnittszuleitung. Messkette 1 Dan. Vergleichswiderstand 9000 Einh. Widerstand der Electroden 2753 Einh.

---

1) Vgl. dessen gesammelte Abhandlgn. Bd. 1, S. 80 ff.

Zeit [1]) Min.	Compens.-Stand.	Widerstand brutto.	Widerstand netto.	Zunahme.
0	701	21101	18348	—
2	725	23738	20985	—
5	751	27145	24392	—
12	786	33056	30303	11955 = 65,2 %
17	780	31909	29156	—
Geöffnet.	723	23491	20738	—

Beispiel 74. 7. XI. 87. Ebenso. Electroden = 2485 Einh.

0	667	18028	15543	
bleibt offen				offen:
19	675	18801	16316	764 = 4,9 %
Schliessung				
0	686	19660	17175	
7	735	24974	22489	
13	753	27437	24952	
19	768	29793	27308	geschlossen:
24	773	30648	28163	10988 = 64 %
	steigt nicht weiter.			

Beispiel 75. 11. XI. 87. Sartorius, mit zwei künstlichen Querschnitten eingeschaltet, also rein longitudinal. Strecke $17^1/_2$ mm. Widerstand der Electroden (Papierlager mit Thonspitzen) 2965 Einh. Vergleichswiderstand 10000 Einh.

0	534	11459	8494	
2	535	11508	8543	Keine
5	533	11413	8448	Zunahme.
21	530	11277	8312	

Beispiel 76. 16. XI. 87. Quadratisches Sartoriusstück. Giebt in longitudinaler Lage (reine Ableitung) keine Zunahme. Wird nun transversal eingeschaltet. Electroden (Papierlager) 3277. Vergleichswiderstand 20000 Einh.

0	355	11008	7731	
1	366	11546		
3	383	12415		
12	410	13898		
24	427	14904		
33	435	15398		
37	440	15714		
49	445	16038		Transversal:
71	447	16166	12889	5158 = 66,7 %

1) Von der ersten Widerstandsmessung an gerechnet.

Beispiel 77. 12. XI. 87. Wärmestarrer Semitendinosus. Electroden 2455. Vergl.-Wdstd. 10000.

Zeit Min.	Compens.-Stand.	Widerstand brutto.	netto.	Zunahme.
0	498	9920	7465	
10	507	10284	7829	
19	510	10408	7953	488 = 6,5 %

Beispiel 78. 12. XI. 87. Ein Semitendinosuskopf, gekocht.

0	776	34643	32188	Keine Zunahme.
25	756	30984	28529	sondern Abnahme.

Beispiel 79. 11. XI. 87. Ischiadicus, Ableitung von 2 Längsschnittspuncten, ca. 10 mm. Widerstand der Electroden 2357. Kette 10 Zinkkohleelemente. Vergl.-Wdstd. 20000.

0	871	135040	132683	
2	889	160180	157823	
4	899	178020	175663	
10	907	195056	192699	
18	915	215300	212943	80260 = 60,5 %
Umgelegt	878	143932	141575	

Beispiel 80. 11. XI. 87. Ischiadicus, ebenso, ca. 10 mm. Vergl.-Wdstd. 20000. Electroden 2357.

(1 Dan.) 0	793	76618	74261	mit 1 Dan.
8	794	77086	74729	468 = 0,6 %
(10 Grenn.) 0	788	74340	71983	
1	794	77086	74729	
4	801	80502	78145	mit 10 Grenn.:
12	815	88186	85829	
23	827	95608	93251	
28	830	97648	95291	23308 = 32,4 %

Beispiel 81. 11. XI. 87. Ischiadicus-Stück von 11 mm Länge mit beiden Querschnitten eingeschaltet. Sonst wie voriges.

0	625	33334	30977	
3	632	34348	31991	
13	642	35868	33511	2534 = 8,1 %

Beispiel 82. 17. XI. 87. Wheatstone'sches System, in welchem der Widerstand eines 4 fach zusammengelegten Nerven und eines Sartorius (Streckenlänge beiderseits ca. 12 mm) direct verglichen werden.

		Verhältniss der Widerstände von Nervenpacket: Muskel
0	490	0,9608 : 1
5	473	0,7898 : 1
25	440	0,7857 : 1
91	416	0,7123 : 1
nach 120 Min. Offenst.	507	1,0284 : 1

Wir kommen nun auf die oben S. 48 aufgeworfene Frage nach dem wahren Betrage der Polarisation zurück, zu deren Beantwortung sich durch die neuen Erfahrungen ein Weg bietet. Wir sehen jetzt bestimmt, dass die Umlegeversuche ein höchst ungenügendes Bild von dem wahren Betrage des Uebergangswiderstandes liefern. Denn S. 17 (Beispiel 17) sahen wir denselben an einem Sartorius durch Umlegeversuche in $4^1/_2$ Min. von 451 auf 1219, also um 768 Ohm steigen, während Beispiel 73 in 5 Min. ein Wachsthum von über 6000 Ohm ergiebt. Und doch liegt in beiden Versuchen dieselbe Erscheinung zu Grunde. Diese Erwägung liefert nun, etwas weiter geführt, das längst gesuchte Mittel zur annähernden Zerlegung des scheinbaren Widerstands in wahren und in polarisatorischen oder Uebergangswiderstand.

Nennen wir den ersteren Antheil w, den letzteren u, so bedeuten die in den Versuchen dieses Paragraphen zu verschiedenen Zeiten beobachteten Widerstände A_1, A_2, A_3, die Grössen $w + u_1$, $w + u_2$, $w + u_3$ etc., indem nur u mit der Zeit wächst. Die Versuche von S. 17 würden offenbar die Werthe u_1, u_2, u_3 . . . rein ergeben, wenn Umlegeversuche es überhaupt könnten. Nehmen wir nun an, dass sie nur einen bestimmten, aber stets gleichen Bruchtheil von u zur Anschauung bringen, so sind die dort beobachteten wachsenden Widerstände a_1, a_2, a_3 offenbar proportional u_1, u_2, u_3. Unter dieser Voraussetzung lässt sich nun w, u_1, u_2 etc. ausmitteln, sobald man nach verschiedener Schliessungsdauer sowohl Widerstand, wie Polarisationsquotient eines Muskels kennt. Ist z. B. bekannt A_1, A_2, a_1, a_2, so ist, da $A_1 = w + u_1$, $A_2 = w + u_2$, und $a_1 : a_2 = u_1 : u_2$,

$$u_1 = a_1 \cdot \frac{A_2 - A_1}{a_2 - a_1}$$

und hieraus

$$w = \frac{A_1 a_2 - a_1 A_2}{a_2 - a_1}.$$

Für einen blossen Ueberschlag genügt schon das bis jetzt vorliegende Material. Nehmen wir z. B. Versuch 17 und 73 und zwar

	Versuch 17	Versuch 73
Anfangs	$a_1 = 451$	$A_1 = 18343$
nach 2 Min.	$a_2 = 1138$	$A_2 = 20985$
„ 5 „	$a_3 = 1219$	$A_3 = 24392$,

so berechnet sich aus 1, 2: $w = 16617$, aus 1, 3: $w = 14799$. Die letztere Zahl verdient etwas grösseres Vertrauen. Legen wir sie zu Grunde, so gestaltet sich nunmehr Versuch 73 folgendermassen:

	Scheinbarer Widerstand	wovon wahrer Wdstd.	Ueberg.-Wdstd.
Anfangs	18348	14799	3549 = 19%
nach 2 Min.	20985	14799	6186 = 30%
„ 5 „	24392	14799	9593 = 39%
„ 12 „	30303	14799	15504 = 51%.

Eine analoge Rechnung für den Nerven aus Versuch 19 und 80 ergiebt:

	Versuch 19	Versuch 80
Anfangs	$a_1 = 223$	$A_1 = 71983$
nach 6 Min.	$a_2 = 937$	$A_2 = 80066$ (durch Interpolation),

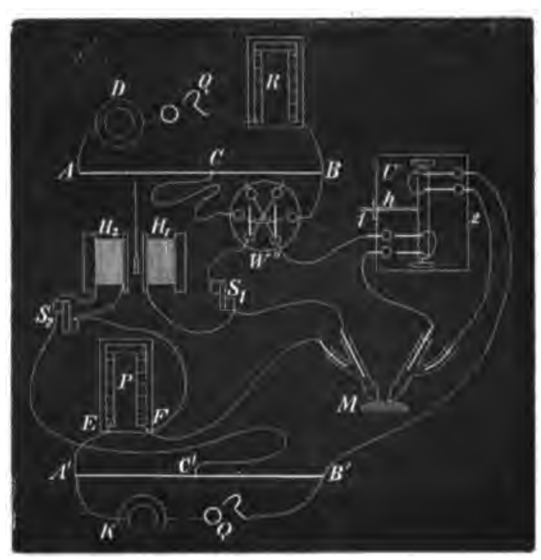
woraus $w = 69459$. Dies zu Grunde gelegt, gestaltet sich Versuch 80 folgendermassen:

	Scheinbarer Widerstand	wovon wahrer Wdstd.	Ueberg.-Wdstd.
Anfangs	71983	69459	2524 = 3,5%
nach 6 Min.	80066	69459	10607 = 13%
„ 28 „	95291	69459	25832 = 27%.

Die dieser Rechnung zu Grunde liegenden Zahlen sind Versuchen, welche an ganz verschiedenen Objecten zu verschiedenen Zeiten angestellt sind, entnommen, die Ergebnisse haben also nur den Werth einer rohen Annäherung. Ohne Zweifel wäre es besser, die beiden Messungsweisen unmittelbar in besonderen Versuchen zu combiniren. Dies gelingt in der That, wenn man die durch die Wheatstone'sche Messung erworbenen Polarisationen direct nach dem Umlegeverfahren bestimmt.

In Figur 4 sieht man unten die Wheatstone'sche Combination mit dem Messdraht $A'B'$; in die Brückenleitung CS_2F ist

die Hydrorolle H_2 eingeschaltet. Liegt also die Wippe U auf 2, so kann man den Widerstand des Muskels M bestimmen. Jeder-



Figur 4.

zeit aber kann man, indem man S_1 schliesst und S_2 öffnet, durch Umlegen von U auf 1 den Polarisationsbestand von M in gewöhnlicher Weise untersuchen und durch Compensation ausmitteln (S. 4 ff.). Man lässt nun den Messstrom für gewöhnlich geschlossen, verfolgt wie S. 49 das Wachsthum des Widerstandes durch Nachrücken mit dem Schieber C', und unterbricht dies in längeren Intervallen, um die Polarisation durch Umlegen zu messen. Eine Intensitätsmessung ist hier nicht nöthig, da es nur auf die Relativzahlen der electromotorischen Kräfte p ankommt.

Diese Versuche ergeben nun sehr befriedigende und den eben angeführten ganz analoge Zahlen. Am Nerven habe ich solche Versuche nicht angestellt, weil die Ströme des Wheatstone'schen Verfahrens zu schwach sind, um ausgiebige Polarisation zu geben. Ich denke in einer späteren Arbeit auf diesen Gegenstand zurückzukommen.

Beispiel 83. 30. XI. 87. Combinirter Widerstands- u. Polarisationsversuch. Sartorius, seitliche Zuleitung, 10 mm. Widerstand der Electroden 5870. Vergleichswiderstand 10000.

Zeit. Min.	Widerstand Compens.-Stand.	Berechnet daraus.	netto.	Polarisation p (Compens.-Stand.)
0	628	16882	$11012 = A_0$	—
2	640	17778	$11908 = A_1$	$20, 135 = a_1$
8	658	19240	$13370 = A_2$	„ $213 = a_2$
14	665	19851	$13981 = A_3$	„ $246 = a_3$
24	673	20581	$14711 = A_4$	—

Berechnet man aus diesen Grössen in obiger Weise w, so ergiebt sich

aus A_1, A_2, a_1, a_2 $w = 9378$
„ A_1, A_3, a_1, a_3 $w = 9387$
„ A_2, A_3, a_2, a_3 $w = 9426$
Mittel $w = 9397$.

Die Uebereinstimmung ist über Erwarten gut. Den Mittelwerth zu Grunde gelegt, ergiebt sich:

	Scheinbarer Widerstand	wahrer Wdstd.	wovon Ueberg.-Wdstd.
Anfangs	11012	9397	1615 = 14,7%
nach 2 Min.	11908	9397	2511 = 21%
„ 8 „	13370	9397	3973 = 30%
„ 14 „	13981	9397	4584 = 33%
„ 24 „	14711	9397	5314 = 36%.

Unsere Vorstellung von der Grösse der thierischen Polarisation wird durch Vorstehendes ungemein erhöht. Wir ersehen, dass die Umlegeversuche nur einen kleinen Bruchtheil der Polarisation, kaum $^1/_5$ bis $^1/_{10}$, zur Anschauung bringen, weil die Polarisation unmittelbar beim Oeffnen grösstentheils verschwunden ist, und dass sie daher höchstens für Vergleichungen Werth behalten, und dass das Gleiche für die Wechselstromversuche gilt[1]). Ferner ersehen wir, dass selbst für die kürzesten Schliessungen ein sehr beträchtlicher Antheil des scheinbaren Widerstands der Muskeln und Nerven, für erstere vielleicht $^1/_6$, für letztere vielleicht $^1/_{25}$, auf Polarisation beruht, und dass dieser Antheil mit der Fortdauer des Stromes auf über die Hälfte, für den Nerven auf über $^1/_4$ steigen

1) Man kann den Sachverhalt so ausdrücken: Die Umlegeversuche geben zu kleine Resultate, weil die Polarisation zu rasch schwindet, die Wechselstrommethode, weil sie zu rasch entsteht.

kann. Wenn auch alle diese Zahlen nur rohe Annäherungen sind, so können wir doch nunmehr behaupten, dass die Polarisation der Muskeln und Nerven eine viel gewaltigere Erscheinung ist, als die nächstliegenden Versuchsmethoden sie erscheinen lassen. Es drängt sich sogar nunmehr ernstlich die Frage auf, ob überhaupt die durch letztere gewonnenen und im ersten Abschnitt mitgetheilten Ergebnisse irgendwelchen quantitativen Werth haben. Indess bleibt es sehr wahrscheinlich, dass die daselbst durch Vergleichung gewonnenen Resultate ihre Richtigkeit beibehalten, wenn auch stets im Auge zu behalten ist, dass wo kleinere Werthe von Q erhalten werden, dies ausser in verminderter Polarisirbarkeit auch in begünstigter Depolarisation seinen Grund haben kann. Mir scheint die Depolarisation durch allerlei Schädlichkeiten leicht zu leiden, und eine ähnliche vitale Stellung einzunehmen, wie etwa die Erschlaffung des contrahirten Muskels. Bekanntlich ist keine Eigenschaft des Muskels leichter angreifbar als diese; geschädigte Muskeln bleiben abnorm lange oder für immer in Contraction (Verkürzungsrückstand, idiomusculäre Contraction, Todtenstarre). Aehnlich depolarisiren sich thierische Theile besonders träge nach sehr langen oder sehr starken Strömen oder sonstigen Misshandlungen.

Noch in einer anderen Beziehung ist die Erkenntniss von Wichtigkeit, dass der scheinbare Widerstand des Muskels und Nerven zu einem sehr beträchtlichen Theile auf Polarisation beruht. Ich habe im Jahre 1871 durch sehr genaue Versuche festgestellt [1]), dass das Resultat der Widerstandsmessung am Muskel und Nerven durch die Stärke des Messstroms nicht im Mindesten beeinflusst wird, so lange man nicht übermässig starke Durchströmung anwendet, wie sie das Wheatstone'sche Verfahren gar nicht zulässt. Da nun ein grosser Theil des Widerstandes, wie wir jetzt wissen, Uebergangswiderstand ist, so folgt hieraus in aller Strenge, dass, abgesehen von sehr starken Strömen, der Uebergangswiderstand von der Stromstärke unabhängig, also die Polarisation der Stromstärke proportional ist, ein Resultat, zu dem wir annähernd auch auf dem unvollkommneren Wege der Polarisationsmessung nach der Oeffnung gelangt sind (vgl. oben S. 16).

---

1) Vgl. dies Archiv, Bd. 5, S. 249 ff.

Herr Boll[1]) hat auf meine Veranlassung den Einfluss der Temperatur auf den Widerstand der Muskeln und Nerven untersucht (a. a. O.) und gefunden, dass derselbe ähnlich wie der der Flüssigkeiten, ja sogar in annähernd gleichem Verhältniss, durch Wärme vermindert und durch Kälte gesteigert wird. Da ein beträchtlicher Theil des Widerstandes auf Polarisation beruht, so fragt es sich, ob der gefundene Einfluss der Temperatur nur den essentiellen oder auch den Uebergangswiderstand betrifft. Da wir oben (S. 30) gefunden haben, dass scheinbar auch die Polarisation durch Kälte gesteigert und durch Wärme vermindert wird, so ist das letztere sehr möglich. Herr Boll hat ferner gefunden, dass der Quotient aus Quer- und Längswiderstand durch Kälte etwas abnimmt, durch Wärme etwas zunimmt. Da im Querwiderstand der Polarisationsantheil jedenfalls bei weitem grösser ist als im Längswiderstand, so könnte man aus der letzterwähnten Thatsache schliessen, dass die Polarisation durch die Temperatur, wenn auch in gleichem Sinne, doch in geringerem Grade beeinflusst wird, als der Leitungswiderstand.

Eine Anzahl von mir gemachter Beobachtungen über den scheinbaren Widerstand ziehe ich vor, wie schon S. 29 erwähnt, in einer besonderen Arbeit mitzutheilen, um den Stoff nicht noch mehr anschwellen zu lassen.

IV. Zusammenstellung der wesentlichsten Ergebnisse und weitere Betrachtungen.

Die Hauptresultate der vorstehenden Untersuchung sind folgende:

1. Der Nerv polarisirt sich unter allen untersuchten Gebilden am stärksten und gleich anfangs am vollständigsten (S. 33 und 51); die Entwicklung der Polarisation erfolgt mit kaum messbarer Geschwindigkeit (S. 43).

2. Der Muskel polarisirt sich weniger stark und mit mässiger Geschwindigkeit (S. 43 und 41 f.).

3. Die Depolarisation nach der Oeffnung erfolgt am Nerven weit schneller als am Muskel (S. 11).

---

1) Vgl. die mehrfach citirte Dissertation.

4. Die Polarisation wächst in beiden Gebilden nach der Schliessung noch lange Zeit an (S. 16 und 49).

5. Der wahre Betrag der Polarisation ist sehr viel grösser als die Versuche mit Bestimmung des Bestandes nach der Oeffnung oder mit Vergleichung des scheinbaren Widerstandes gegen constante und Wechselströme ergeben (S. 57); letzteres gilt ganz besonders vom Nerven.

6. Die Polarisation ist bei Querdurchströmung und bei Zuleitung mittels des Längsschnitts viel grösser als bei reiner Längsdurchströmung (S. 18, 22). Im ersten Falle ist die Depolarisation schneller als im letzten (S. 19).

7. Kälte vermehrt und Wärme vermindert anscheinend die Polarisirbarkeit; erstere verlangsamt, letztere beschleunigt die Depolarisation (S. 30).

8. Bei vorhandenem Demarcationsstrom polarisiren diesem gleichsinnige (abmortuale) Ströme scheinbar stärker als gegensinnige (S. 26 ff.)

9. Der wahre Betrag der Polarisation lässt sich so ausdrücken, dass — schwache Ströme vorausgesetzt — ein sehr beträchtlicher Theil des scheinbaren Widerstandes der Muskeln und Nerven, vielleicht bis zu einem Fünftel und mehr, nach längerer Durchströmung bis über die Hälfte, durch Polarisation bedingter Uebergangswiderstand ist (S. 57).

Es fragt sich nun vor Allem, welches der Sitz dieser Polarisation ist. Der Umstand, dass bei möglichst rein longitudinaler Durchströmung eine Polarisation vorhanden ist, welche mit der Länge der durchflossenen Strecke wächst (S. 24 f.), nöthigt uns, wie mir scheint, eine wahre innere Polarisation im du Bois'schen Sinne als vorhanden anzunehmen, d. h. eine Infiltrationspolarisation, wie sie feuchte poröse Körper allgemein zeigen. Wenn, wie ich es früher als wahrscheinlich betrachtet, und Hering es bestimmter behauptet hat, nur an den Ein- und Austrittsstellen des Stromes in die Fasern Polarisation stattfände, so könnte immer noch ein Einfluss der Streckenlänge insofern stattfinden, als die weite (electrotonische) Ausbreitung der Electrodenflächen an den Fasern ein gegenseitiges Uebergreifen beider, und so eine gegenseitige Schwächung bedingt, ein Umstand, aus welchem ich u. A. die Zunahme des extrapolaren Electrotonus mit der Länge der durchflossenen Strecke erklärt

habe[1]). Allein es ist nicht abzusehen, wie auf diesem Wege eine fast proportionale Zunahme der Polarisation mit der Streckenlänge erklärt werden soll, selbst wenn man Einmischung von Faserkrümmungen u. dgl. in Rechnung zieht. Auch zeigen sich andere Gewebe, wie Sehne, Drüsen, Haut innerlich polarisirbar, bei welchen eine Faserpolarisation kaum anzunehmen ist. Bis auf Weiteres möchte ich daher es für mindestens höchst wahrscheinlich halten, dass ein gewisser Theil der Polarisation der Muskeln und Nerven wirkliche innere, d. h. Infiltrations-Polarisation ist.

Dieser Antheil ist aber relativ klein gegen denjenigen, welchen ich seit 1871 als Kernpolarisation zu bezeichnen pflege, und welche sich nach meinen Versuchen mit vollkommner Schärfe von der sog. inneren trennen lässt. Die Kernpolarisation muss am stärksten bei querer Durchströmung, nächstdem bei lateraler Zuleitung des Längsstroms (d. h. vom Längsschnitt her), auftreten. In der That sehen wir nun in diesen Fällen eine unvergleichlich stärkere Polarisation als bei reiner Längsdurchströmung auftreten, ziemlich annähernd im Verhältniss des Leitungswiderstands (S. 26), so dass wir annehmen dürfen, dass das Ueberwiegen des Querwiderstands eben von der Polarisation herrührt[2]). Hiernach dürfte die Kernpolarisation mindestens 5—10 mal so stark sein, als die Infiltrationspolarisation, wahrscheinlich aber noch viel stärker, da ja auch im Längswiderstand etwas Kernpolarisation steckt. Wir sahen ferner, dass der reine Längswiderstand kaum merklich durch Fortdauer der Durchströmung zunimmt, in sehr hohem Grade aber der Querwiderstand (S. 51), mag er rein, oder durch laterale Stromzufuhr nur beigemischt sein. Auch hierin zeigt sich eine Besonderheit der Kernpolarisation; offenbar hat diese die Eigenschaft noch lange mit dem Strome zu wachsen. Endlich sahen wir, dass die Depolarisation im Falle reiner Quer-

1) Vgl. dies Archiv Bd. 6, S. 316, 326.

2) Dass der essentielle Querwiderstand den essentiellen Längswiderstand bei weitem nicht in so hohem Grade übertrifft wie der scheinbare, scheint mir auch daraus hervorzugehen, dass das Wärmeleitungsvermögen, welches dem galvanischen jedenfalls sehr analog sich verhält, in der Querrichtung zwar merklich, aber nicht sehr bedeutend grösser ist (vgl. Lombard, Proceed. Roy. Soc. Bd. 40, S. 2, 1886; seltsamerweise giebt Vf. seine Zahlen auf 6 Decimalen an!).

durchströmung am schnellsten erfolgt (S. 19), was sich leicht erklären lässt, wenn es sich um Kernpolarisation handelt; denn in diesem Falle würden sich die Jonen ungewöhnlich nahe gegenüber stehen (nur durch die Faserbreite getrennt), sich also besonders rasch neutralisiren können; hierauf habe ich schon 1871 hingewiesen[1]).

Von der Grösse der Kernpolarisation an der einzelnen Faser können wir uns auf folgendem Wege eine annähernde Vorstellung bilden. Gesetzt, die Polarisation wäre so gross, dass sie den Eintritt der Ströme in die Faserkerne gänzlich verhindert (d. h. einen unendlichen Uebergangswiderstand macht). Dann würde bei vollkommen entwickelter Polarisation der Strom nur die Hüllensubstanz zur Abgleichung benutzen können. Ein schönes Beispiel eines solchen Falles haben wir oben (S. 36 und 43 ff.) durch die Versuche am Kernleiter gewonnen. S. 44 ergab sich der Widerstand desselben gegen constanten Strom fast genau gleich dem der Hülle allein, gegen Wechselströme dagegen fast genau gleich dem des Kerndrahtes allein. Entsprechend sahen wir S. 36 f. den Polarisationsquotienten fast ausschliesslich von Dicke und Länge der Hülle abhängen.

Nehmen wir also an, der Inhalt der Nerven- und Muskelröhren sei so polarisirbar wie der Platindraht, so würde sich folgendes ergeben: bei reiner Längsdurchströmung stände dem Strom der Weg durch Inhalt und Hüllen, d. h. durch die ganze Substanz frei, bei reiner Querdurchströmung dagegen nur durch die Hüllen. Gleiches Leitungsvermögen von Inhalt und Hüllensubstanz vorausgesetzt, — und wir haben bisher keinen Grund etwas anderes anzunehmen[2]), — käme es also auf die Dimension beider Substanzen an, um das Widerstandsverhältniss zu berechnen.

Da Bestimmungen über diese Dimensionen bisher kaum existiren, hatte Herr Prof. Langendorff auf meinen Wunsch die Güte, einige solche auszuführen. An Querschnitten gefrorener Sartorien und gehärteter Ischiadici vom Frosche wurde mit dem Ocularmicrometer längs irgend einer geraden Linie die Gesammtlänge einer Anzahl Faserquerschnitte und dann die Summe der

1) Dies Archiv, Bd. 5, S. 247.

2) Vgl. hierüber mein Handb. d. Physiologie, Bd. 2, 1. S. 179, und dies Archiv, Bd. 38, S. 177.

in dieser Länge enthaltenen Inhaltsbreiten (am Muskel die quergestreifte Substanz, am Nerven ganzer Inhalt, incl. Markscheide) gemessen; die Differenz war also die Breite der interstitiellen Substanz. Es ergaben sich folgende Zahlen für das Verhältniss von interstitieller und Inhaltssubstanz:

	Sartorius:		Ischiadicus:
1)	1 : 22	1)	1 : 6,4
2)	1 : 14,6	2)	1 : 5,1
3)	1 : 6,5	3)	1 : 3
4)	1 : 8	4)	1 : 5,8
5)	1 : 12,3		
6)	1 : 10,5		
Mittel	1 : 12,3	Mittel	1 : 5,3

Die Breite der interstitiellen Substanz ist natürlich im Bereich eines Querschnitts aus bekannten Gründen sehr schwankend. Es kommt uns aber auch nur auf einen rohen Durchschnittswerth an.

Für die Querdurchströmung würde nun in erster Annäherung das Leitungsvermögen wenn nur eine Substanz leitet, sich zum Leitungsvermögen wenn beide leiten, wie die einfache Lineardimension verhalten [1]). Leitet also wegen Polarisation nur die interstitielle Substanz, so wäre der Widerstand am Muskel annähernd 12,3+1, am Nerven 5,3+1 mal so gross als wenn beide leiten, d. h. nach unserer Annahme würde der Querwiderstand zum Längswiderstand sich in roher Annäherung verhalten müssen am Muskel wie 13 : 1, am Nerven wie 6,3 : 1. Wir fanden das wahre Widerstandsverhältniss am Muskel bis zu 9—10 : 1, am Nerven bis zu 5 : 1 [2]). Wenn ich auch weit entfernt bin, auf die vielleicht ganz zufällige nahe Uebereinstimmung der gefundenen und der eben berechneten Zahlen grossen Werth zu legen, so dürfte schon mehr ins Gewicht fallen, dass die angeführte Theorie sowohl wie die Erfahrung das Längs- und Querwiderstandsverhältniss für den Muskel nahezu doppelt so gross ergiebt als für den Nerven.

Das Wesentlichste aber an der vorstehenden Betrachtung ist die Erkenntniss, dass die bekannten Thatsachen der Annahme

1) Denn in jeder zur Axe parallelen Durchgangsebene des Stromes verhalten sich die auf beide Substanzen kommenden Flächenantheile einfach wie deren Breitenverhältniss.

2) Vgl. dies Archiv, Bd. 5, S. 225 u. 230.

nicht widersprechen, dass die Polarisation der Faserkerne im Muskel und Nerven eine ideale, d. h. den Strom annullirende ist, so dass der protoplasmatische Inhalt der Muskel- und Nervenröhren hinsichtlich der Polarisation mit den Metallen auf gleicher Stufe stände. Dass die sonst bekannten Polarisationen an nicht metallischen Gebilden nicht im Entferntesten der metallischen verglichen werden können, habe ich oben S. 34 f. gezeigt. Somit würde die fast metallische Polarisirbarkeit des Protoplasma eine ganz specifische Lebenseigenschaft desselben darstellen, etwa wie die electromotorische Reaction auf die Alteration der Apobiose [1]) und der Erregung, und wahrscheinlich auch von nicht geringerer Wichtigkeit als diese. Denn dass möglicherweise Erregungsleitung nichts anderes ist, als wellenartig vorrückende negative Polarisation, habe ich schon wiederholt ausgesprochen [2]), und ich vermuthe, dass weiteres Studium der Polarisation uns der Lösung des Nervenproblems nähern wird.

Gewisse Thatsachen deuten darauf hin, dass die Polarisirbarkeit des Röhreninhalts zwar im lebenden Muskel und Nerven in fast beispielloser Stärke entwickelt, aber in sehr geringem Grade auch sonst verbreitet ist. So haben Sehnen und todte Nerven sowohl noch nennenswerthe Polarisationsquotienten [3]), als auch einen relativ hohen Querwiderstand [4]).

Vielleicht ist es nicht überflüssig zu bemerken, dass die Polarisation der Fasern natürlich höchstens den in diese eintretenden Stromantheil, nicht aber den ganzen dem thierischen Gebilde zugeleiteten Strom zu annulliren vermag, vielmehr diesen höchstens nöthigen kann, sich auf die interstitielle Substanz zu beschränken. Dass nach der Oeffnung die Polarisation in letzterer sich abgleicht, und hierin die Ursache einer von v. Fleischl gemachten Beobach-

---

1) Apobiose nenne ich jede Veränderung des Protoplasma, durch welche dasselbe seine gewöhnlichen Lebenseigenschaften verliert, also nicht bloss das Absterben durch Verletzung, sondern auch die schleimige oder hornige Metamorphose; ich habe gezeigt, wie die Annahme, dass auch diese Absterbeprocesse den von ihnen ergriffenen Zellantheil negativ machen, die Haut- und Secretionsströme erklärt (dies Archiv Bd. 27, S. 284 f.).

2) Vgl. u. A. dies Archiv Bd. 35, S. 4, und die dort angeführten Stellen.

3) S. oben S. 31 und 34.

4) Vergl. dies Archiv Bd. 5, S. 231 und 264.

tung, sowie der raschen Depolarisation der thierischen Theile liegt, habe ich schon früher entwickelt[1]).

Natürlich kann nicht gleich bei der Schliessung des Stromes der durch die Fasern gehende Antheil Null sein, denn sonst wäre die Zunahme von Polarisation und Widerstand mit der Zeit nicht verständlich; trotzdem tritt gleich anfangs das Verhältniss des Quer- und Längswiderstands ein, welches der vorstehenden Betrachtung zu Grunde gelegt ist. Da schon vor der stärksten Entwicklung der Polarisation die Widerstände sich etwa so verhalten, wie die von Herrn Langendorff gefundenen Dimensionen der Kern- und Hüllensubstanz, so würde, auch wenn weitere Messungen die relative Dimension der Hüllensubstanz geringer ergäben, immer noch kein Widerspruch gegen die Annahme eintreten, dass volle Entwicklung der Polarisation die Ströme in den Faserkernen beseitigt.

Jedenfalls nimmt, wie wir jetzt wissen, der durch die Faserkerne gehende Stromantheil in allen Fällen fast momentan rapide ab. Es drängt sich der Gedanke auf, ob nicht das allgemeine electrische Erregungsgesetz, namentlich die Wirkungslosigkeit sogenannter constanter Ströme mit diesem Umstande zusammenhängt. Indessen wird es besser sein, diese Erwägung noch zu vertagen.

Nur einen Umstand möchte ich noch berühren. Bekanntlich hat du Bois-Reymond die electromotorische Kraft des Nervenstroms nur wenig geringer gefunden als die des Muskelstroms[2]). Er nennt sie sogar grösser aus Gründen, welche zu discutiren hier nicht der Ort ist. Nun ist aber die äusserlich messbare Kraft bekantlich nur ein sehr kleiner Theil der wahren Kraft des Demarcationsstroms, welcher sich in den interstitiellen Substanzen grösstentheils abgleicht. Da nun diese Nebenschliessung durch das interstitielle Gewebe im Nerven sehr viel mächtiger ist als im Muskel, so haben wir vermuthlich die wahre Kraft des Demarcationsstroms im Nerven als ungemein viel grössr aufzufassen als im Muskel, und zwar in weit stärkerem als linearem Verhältniss der oben angegebenen Dimensionen.

---

1) Dies Archiv Bd. 38, S. 174 f.

2) Vgl. dessen gesammelte Abhandlungen Bd. 2, S. 250.

Anhang I.

Zur Theorie der Messung von Polarisationen. (Zu S. 3.)

1) Nehmen wir zunächst an, der Muskel oder Nerv verhielte sich wie ein einfaches polarisirbares Plattenpaar, so wäre zu erwarten, dass die electromotorische Kraft mit der Stärke (und Dauer) des polarisirenden Stromes anwächst, dass aber bei einer gewissen Stromstärke ein nicht überschreitbares Maximum erreicht wird. Es sei nun gleich bemerkt, dass nach meinen Erfahrungen bei keiner irgend noch zulässigen Stromstärke an Muskeln und Nerven ein Polarisationsmaximum erreicht wird, so dass wir uns also in der Betrachtung auf diejenigen Polarisationsgrössen beschränken dürfen, welche mit der Stromstärke wachsen.

Unter gewissen idealen Umständen würde eine Polarisationszelle unterhalb ihres Maximums jedesmal denjenigen Polarisationszustand annehmen, welcher den vorhandenen Strom annullirt. Denn die Polarisation nimmt zu, so lange noch Strom vorhanden ist; es ist, als einfachste Annahme [1]),

$$\frac{\partial p}{\partial t} = hi,$$

wenn p die Polarisationsgegenkraft, i die Stromstärke und h eine Geschwindigkeitsconstante bedeutet. Handelt es sich um einen einfachen Kreis mit der Kraft E und dem Widerstand w, so dass

$$\frac{\partial p}{\partial t} = h\,\frac{E-p}{w},$$

so ergiebt sich, dass ein stationärer Zustand erst eintritt, wenn $p = E$, d. h. $i = 0$ geworden ist.

In fast allen wirklichen Fällen aber wirkt der Polarisation eine „Zerstreuung“ entgegen, welche bewirkt, dass der Strom nie Null wird, und die Polarisation nicht bis zum Betrage E, sondern bis zu einer der Intensität proportionalen Grösse anwächst. In erster Annäherung lässt sich dies Verhältniss ausdrücken, wenn man annimmt, dass gleichzeitig mit der polarisirenden Wirkung des Stromes ein depolarisirender Einfluss herrscht, welcher der erreichten Polarisation p proportional ist. Bezeichnen wir diesen

1) Von dieser Annahme bin ich auch in einer anderen Untersuchung ausgegangen. Vgl. dies Archiv Bd. 38, S. 159.

Einfluss mit p/α, worin α eine Constante, so erhalten wir die Differentialgleichung

$$\frac{\partial p}{\partial t} = h\left(i - \frac{p}{\alpha}\right),$$

welche schon an sich zeigt, dass der stationäre Zustand ($\partial p/\partial t = 0$) eintritt, sobald $p/\alpha = i$, d. h. $p = \alpha i$ geworden ist. Die Polarisation wächst also proportional der Stromstärke.

Schon die letzte Gleichung zeigt, dass α die Dimension eines Widerstandes hat, und in der That ist α nichts anderes als der scheinbare Uebergangswiderstand, welchen die Polarisation verursacht; es ist nämlich

$$i = \frac{E - p}{w} = \frac{E}{w + \alpha},$$

sobald p den Werth αi erhält. Es ist also so, als ob gleichzeitig polarisirend die Intensität i, und depolarisirend die Intensität p/α wirkte, d. h. ein Stromkreis von der Kraft p und dem Widerstande α. Für den Fall idealer, d. h. zerstreuungsfreier Polarisation, würde $\alpha = \infty$ sein.

Aus dieser Betrachtung ergiebt sich, dass sobald die Polarisation der Intensität des polarisirenden Stromes proportional ist, so dass $p = \alpha i$, die Polarisationsconstante α auf zwei Wegen erhalten werden kann, nämlich 1. durch Division der Polarisationskräfte durch die Intensitäten; der Quotient $p/i = \alpha$ hat die Dimension eines Widerstandes; 2. durch Bestimmung der Differenz des scheinbaren Widerstandes mit und ohne Polarisation, z. B. mit constanten und Wechselströmen.

2) Es fragt sich nun, ob diese Methoden auch dann anwendbar sind, wenn die Polarisationsflächen nicht wie bei einer gewöhnlichen Polarisationszelle einen integrirenden Theil des Stromkreises bilden, sondern in Nebenschliessungen angebracht sind. Dies ist sowohl bei der Infiltrations- wie bei der Kernpolarisation (wenn, wie gewöhnlich, der Strom der Hüllensubstanz longitudinal zugeleitet wird) der Fall, und ebenso beim Nerven, wie ich vor Kurzem sowohl aus dem Ergebnisse eines von v. Fleischl angestellten Versuches, als auch aus der Geschwindigkeit der Depolarisation nach der Oeffnung nachgewiesen habe [1]).

Um diese Frage zu entscheiden, wollen wir annehmen, dass

1) Dies Archiv Bd. 38, S. 174.

eine Strombahn, welche die electromotorische Kraft E enthält, sich in zwei Knotenpunkten in eine beliebige Zahl von Strombahnen verzweige; von diesen sollen einige unpolarisirbar sein, andere polarisirbare Vorrichtungen enthalten. Wir bezeichnen die Widerstände und Intensitäten der Zweigbahnen mit $w_1, w_2, w_3 \ldots . w_n$, $i_1, i_2, i_3 \ldots . i_n$; und die in denselben enthaltenen Polarisationen, von welchen einzelne Null bleiben, mit p_1, p_2, p_3 etc., ferner Widerstand und Intensität der ungetheilten Leitung mit W und J. Dann folgt aus den Kirchhoff'schen Sätzen, wenn man dieselben zunächst für eine beschränkte Zahl von Zweigen anwendet, und dann auf n Zweige übergeht:

1. für die Hauptleitung

$$JW = E - \frac{\frac{E}{W} + \Sigma \frac{p}{w}}{\frac{1}{W} + \Sigma \frac{1}{w}}, \quad \ldots \ldots \ldots \quad (1)$$

2. für eine beliebige Zweigleitung mit dem Index m:

$$i_m w_m = \frac{\frac{E}{W} + \Sigma \frac{p}{w}}{\frac{1}{W} + \Sigma \frac{1}{w}} - p_m, \quad \ldots \ldots \quad (2)$$

worin

$$\Sigma \frac{p}{w} = \frac{p_1}{w_1} + \frac{p_2}{w_2} + \frac{p_3}{w_3} + \ldots . + \frac{p_n}{w_n}$$

$$\Sigma \frac{1}{w} = \frac{1}{w_1} + \frac{1}{w_2} + \frac{1}{w_3} + \ldots . + \frac{1}{w_n}.$$

Für die polarisationsfreien Zweige ist $p_m = 0$ zu setzen.

Betrachten wir zunächst den Fall, dass sämmtliche Polarisationen ideale, d. h. annullirende sind, so ist für alle polarisirbaren Zweige $i_m = 0$ zu setzen, wonach sich sofort aus (2) ergiebt, dass

$$p_m = \frac{\frac{E}{W} + \Sigma \frac{p}{w}}{\frac{1}{W} + \Sigma \frac{1}{w}}, \quad \ldots \ldots \ldots \quad (3)$$

d. h. dass sämmtliche vorkommenden Polarisationen einander gleich werden, welches auch der Widerstand der betreffenden Zweige sei. Bezeichnen wir von nun ab die Widerstände der polarisationsfreien Leitungen mit einem Strich, und die der polarisirten mit zwei Strichen, so dass

$$\Sigma\frac{1}{w}=\Sigma\frac{1}{w'}+\Sigma\frac{1}{w''}, \quad \ldots\ldots \quad (4)$$

und ferner wegen der Gleichheit aller p_m

$$\Sigma\frac{p}{w}=p_m\,\Sigma\frac{1}{w''}, \quad \ldots\ldots \quad (5)$$

so ergiebt sich aus (3):

$$p_m=\frac{\frac{E}{W}+p_m\Sigma\frac{1}{w''}}{\frac{1}{W}+\Sigma\frac{1}{w'}+\Sigma\frac{1}{w''}},$$

folglich

$$p_m=\frac{\frac{E}{W}}{\frac{1}{W}+\Sigma\frac{1}{w'}} \quad \ldots\ldots \quad (6)$$

und (wegen 5)

$$\Sigma\frac{p}{w}=\frac{\frac{E}{W}\cdot\Sigma\frac{1}{w''}}{\frac{1}{W}+\Sigma\frac{1}{w'}}. \quad \ldots\ldots \quad (7)$$

Setzt man dies in (1) ein, und löst für J, so erhält man (unter Berücksichtigung von (4)

$$J=\frac{E}{W}\cdot\frac{\Sigma\frac{1}{w'}}{\frac{1}{W}+\Sigma\frac{1}{w'}}. \quad \ldots\ldots \quad (8)$$

Dies ist die Intensität des polarisirenden Hauptstroms. Nun suchen wir ferner nach der Oeffnung desselben die Polarisationsgrösse der Combination dadurch zu bestimmen, dass wir in den Hauptkreis statt der Kette E ein Galvanometer einschalten, und dessen Ablenkung durch eine disponible Gegenkraft P compensiren (so dass $J=0$ wird). Der Betrag dieser Gegenkraft ist das, was uns als äussere electromotorische Kraft des Systems vermöge seiner Polarisation erscheint. Die Grösse P finden wir, indem wir in (1) für E P schreiben, $J=0$ setzen, und für P lösen; es ergiebt sich:

$$P=\frac{\Sigma\frac{p}{w}}{\Sigma\frac{1}{w}},$$

oder (wegen 7):

$$P = \frac{E}{W} \cdot \frac{\Sigma \frac{1}{w''}}{\left(\frac{1}{W} + \Sigma \frac{1}{w'}\right) \Sigma \frac{1}{w}} \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (9)$$

Unter Polarisationsquotient der Combination verstehen wir nun den Quotienten P/J, und zwar ist

$$\frac{P}{J} = \frac{\Sigma \frac{1}{w''}}{\Sigma \frac{1}{w} \cdot \Sigma \frac{1}{w'}} = \frac{1}{\Sigma \frac{1}{w'}} - \frac{1}{\Sigma \frac{1}{w}} . \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (10)$$

Man erkennt aber in den beiden letzten Summanden leicht ausdrückbare Grössen. Nennen wir nämlich Φ den wahren Gesammtwiderstand des Systems[1]), dessen neben einander geschaltete Zweige den Widerstand w_1, w_2 ... haben, so ist offenbar

$$\frac{1}{\Phi} = \Sigma \frac{1}{w} .$$

Nennen wir ferner Φ' den scheinbaren Widerstand des Systems, so ist zu beachten, dass für diesen nur die nicht polarisirbaren Bahnen in Betracht kommen, da durch die polarisirbaren kein Stromantheil geht; es ist also nach unserer Bezeichnungsweise

$$\frac{1}{\Phi'} = \Sigma \frac{1}{w'} \text{ }^{2)}.$$

Setzt man dies in (10) ein, so erhält man

$$\frac{P}{J} = \Phi' - \Phi ; \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (11)$$

in Worten: derjenige Antheil des scheinbaren Gesammtwiderstandes, welcher durch die Polarisation bedingt ist, und den man als inneren Uebergangswiderstand der Combination bezeichnen kann, ist identisch mit dem oben definirten Polarisationsquotienten, oder man muss das gleiche Ergebniss erhalten, mag man die electromotorische Kraft der Polarisation durch die Intensität des polarisiren-

1) Experimentell würde sich derselbe ergeben, wenn die Polarisation z. B. durch Wechselströme ausgeschlossen würde.

2) Dies Resultat erhält man natürlich auch, wenn man in (8) $J = \frac{E}{W + \Phi'}$ setzt und für Φ' löst.

den Stromes dividiren, oder mag man die Differenz des scheinbaren Widerstandes gegen constante und Wechselströme aufsuchen.

3) Es entsteht weiter die Frage, ob die Gleichung $\Phi' - \Phi = P/J$ auch für solche Fälle gilt, in welchen die Polarisationen nicht annullirend, sondern den Intensitäten proportional sind, also überall $p = \alpha i$ ist.

Indem wir über α keinerlei Annahme machen, wird die Untersuchung möglichst allgemein; es können also in den einzelnen Zweigen Polarisationsvorrichtungen von beliebigen Constanten α enthalten sein, auch solche von idealer Polarisirbarkeit ($\alpha = \infty$); ferner kann auch ein Theil der Leitungen unpolarisirbar sein, für diese würde dann $\alpha = 0$ zu setzen sein.

Führt man in die Gleichungen (1) und (2) $p = \alpha i$ ein, worin α variabel, und nur für jeden Zweig eine Constante ist, so gehen dieselben über in

$$JW = E - \frac{\frac{E}{W} + \Sigma\frac{\alpha i}{w}}{\frac{1}{W} + \Sigma\frac{1}{w}} \quad \ldots\ldots \quad (12)$$

$$i_m(w_m + \alpha_m) = \frac{\frac{E}{W} + \Sigma\frac{\alpha i}{w}}{\frac{1}{W} + \Sigma\frac{1}{w}} \quad \ldots\ldots \quad (13)$$

Stellt man n Gleichungen der letzteren Form auf, indem man successive $m = 1, 2, 3, \ldots n$ setzt, so genügen dieselben um alle i zu bestimmen, und zwar nimmt die Lösung folgende einfache Gestalt an:

$$i_m = \frac{\frac{1}{w_m + \alpha_m} \cdot \frac{E}{W}}{\frac{1}{W} + \Sigma\frac{1}{w} - \Sigma\frac{\alpha}{w(w+\alpha)}}.$$

Da ferner

$$\frac{\alpha}{w(w+\alpha)} = \frac{1}{w} - \frac{1}{w+\alpha},$$

so ist

$$\Sigma\frac{\alpha}{w(w+\alpha)} = \Sigma\frac{1}{w} - \Sigma\frac{1}{w+\alpha}, \quad \ldots\ldots \quad (14)$$

folglich

$$i_m = \frac{\frac{1}{w_m + \alpha_m} \cdot \frac{E}{W}}{\frac{1}{W} + \Sigma\frac{1}{w+\alpha}}; \quad \ldots\ldots \quad (15)$$

hieraus folgt weiter (unter Berücksichtigung von 14):

$$\Sigma\frac{a_m i_m}{w_m} = \frac{E}{W}\cdot\frac{\Sigma\frac{1}{w} - \Sigma\frac{1}{w+a}}{\frac{1}{W} + \Sigma\frac{1}{w+a}} \quad \ldots\ldots \quad (16)$$

Setzt man diesen Werth in (12) ein, so erhält man

$$J = \frac{E}{W}\cdot\frac{\Sigma\frac{1}{w+a}}{\frac{1}{W} + \Sigma\frac{1}{w+a}} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (17)$$

Ferner findet man die electromotorische Kraft der Polarisation, wie sie sich im Hauptkreis nach der Oeffnung zeigt, wenn man wiederum in (12) $J=0$ setzt, für $E=P$ löst, und dann für $\Sigma\frac{ai}{w}$ den Werth nach (16) einsetzt:

$$P = \frac{E}{W}\cdot\frac{\Sigma\frac{1}{w} - \Sigma\frac{1}{w+a}}{\Sigma\frac{1}{w}\left(\frac{1}{W} + \Sigma\frac{1}{w+a}\right)}, \quad \ldots\ldots\ldots \quad (18)$$

also ist der Polarisationsquotient

$$\frac{P}{J} = \frac{\Sigma\frac{1}{w} - \Sigma\frac{1}{w+a}}{\Sigma\frac{1}{w}\cdot\Sigma\frac{1}{w+a}} = \frac{1}{\Sigma\frac{1}{w+a}} - \frac{1}{\Sigma\frac{1}{w}}. \quad \ldots\ldots \quad (19)$$

In den beiden letzteren Summanden erkennen wir aber wiederum leicht ausdrückbare Widerstände; der zweite ist wiederum der wahre Gesammtwiderstand Φ, wie er sich bei Messung mit Wechselströmen ergeben würde; der erstere aber ist der scheinbare Widerstand Φ' des polarisirten Systems; man erhält nämlich, wenn man in (17) $J = \frac{E}{W+\Phi'}$ setzt, und für Φ' löst,

$$\frac{1}{\Phi'} = \Sigma\frac{1}{w+a};$$

sonach wird auch hier

$$\frac{P}{J} = \Phi' - \Phi,$$

d. h. der Polarisationsquotient ist wiederum identisch mit dem inneren Uebergangswiderstand.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Gleichungen (12)

bis (19) in diejenigen des vorigen Falles übergehen müssen, wenn α nur die Werthe 0 und ∞ hat (vgl. oben S. 68 f.). Es ist dann $\Sigma\frac{1}{w+\alpha}$ zu zerlegen in $\Sigma\frac{1}{w'}$ (unpolarisirbare Bahnen, für welche $\alpha=0$ ist) und $\Sigma\frac{1}{w''+\alpha'}$, was, wenn $\alpha=\infty$ ist, $=0$ wird, so dass also $\Sigma\frac{1}{w+\alpha}=\Sigma\frac{1}{w'}$; hiermit geht der Fall in den vorigen über.

4) Es lässt sich weiter zeigen, dass der Satz $P/J=\Phi'-\Phi$ ganz allgemein gilt, d. h. für jedes beliebige System, welches in seinem Innern irgendwie angeordnete polarisirbare Stellen enthält. Gesetzt der wahre Widerstand des Körpers, wenn er zwischen den Puncten („Klemmen") a und b ohne Polarisation durchströmt wird, sei Φ, und es werde nun eine Kette von der Kraft E und dem Hauptwiderstande W bei a und b angelegt, so ist, wenn die innere Polarisation des Körpers durch diesen Strom bei a und b die Klemmspannung P hervorbringt, offenbar die Intensität

$$J=\frac{E-P}{W+\Phi}.$$

Derselbe Strom würde nun entstehen, wenn der Körper keine Polarisation, dafür aber einen gewissen grösseren Widerstand Φ' hätte, den man den scheinbaren Widerstand gegen den Strom J nennen könnte; es ist also

$$J=\frac{E-P}{W+\Phi}=\frac{E}{W+\Phi'}.$$

Hieraus lässt sich aber ableiten

$$\Phi'-\Phi=\frac{P}{J}.$$

Die Grösse α, d. h. der elementare Uebergangswiderstand, wird sich aus der Grösse $Q=P/J=\Phi'-\Phi$, d. h. dem totalen inneren Uebergangswiderstand, nur in wenigen Fällen entnehmen lassen. Vor Allem müssten dazu alle Widerstände, sowie deren Vertheilung bekannt sein. Jedenfalls ist stets $\alpha > Q$. α wird $=\infty$, wenn Φ' so gross wird, als ob nur die nicht polarisirbaren Bahnen im System vorhanden wären. Dies wird in einzelnen Fällen nachweisbar sein, z. B. am Kernleiter (s. oben S. 36 f. und 43 f.).

Anhang II.

Das Verhalten des scheinbaren Widerstandes einer polarisirbaren Vorrichtung gegen Wechselströme. (Zu S. 43.)

In einem einfachen Stromkreise vom Widerstand w befinde sich eine periodisch wechselnde electromotorische Kraft von der Grösse $K \sin 2\pi \frac{t}{T}$, und eine (ideale) Polarisationsvorrichtung, welche sich mit der Geschwindigkeit h polarisirt, so dass (s. oben S. 66)

$$\frac{\partial p}{\partial t} = hi, \quad \ldots \ldots \ldots \quad (1)$$

wenn i die Intensität des Stromes.

Nach dem Ohm'schen Gesetze ist

$$iw = K \sin 2\pi \frac{t}{T} - p. \quad \ldots \ldots \quad (2)$$

Aus (1) und (2) folgt die Differentialgleichung

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{h}{w}\left(K \sin 2\pi \frac{t}{T} - p\right) \quad \ldots \ldots \quad (3)$$

oder auch (indem man $\partial p/\partial t$ aus (2) ableitet und in (1) einsetzt):

$$\frac{\partial i}{\partial t} + \frac{h}{w} i = \frac{2\pi}{wT} \cos 2\pi \frac{t}{T}. \quad \ldots \ldots \quad (4)$$

Es ist gleichgültig, ob man (3) oder (4) integrirt. Die Integration von (4) ergiebt, wenn die Constante so gewählt wird, dass $i = 0$ für $t = 0$:

$$i = \frac{2\pi K}{h^2T^2 + 4\pi^2w^2}\left(hT \cos 2\pi \frac{t}{T} + 2\pi w \sin 2\pi \frac{t}{T} - hTe^{-\frac{h}{w}t}\right) \quad (5)$$

Nach Verlauf einiger Zeit verschwindet das letzte Glied in der Klammer, und i wird eine rein periodische Function der Zeit, nämlich

$$i = \frac{2\pi K}{h^2T^2 + 4\pi^2w^2}\left(hT \cos 2\pi \frac{t}{T} + 2\pi w \sin 2\pi \frac{t}{T}\right) \quad . \; . \; . \quad (6)$$

(Die Integration von (3) ergiebt, wenn $p = 0$ für $t = 0$,

$$p = \frac{hKT}{h^2T^2 + 4\pi^2w^2}\left(hT \sin 2\pi \frac{t}{T} - 2\pi w \cos 2\pi \frac{t}{T} + 2\pi we^{-\frac{h}{w}t}\right), \quad . \quad (7)$$

worin ebenfalls das letzte Glied der Klammer bald verschwindet.)

Durch Differentiiren von (6) findet man, dass das Maximum von i jedesmal zur Zeit ϑ, für welche

$$\sin 2\pi\frac{\vartheta}{T} = \frac{2\pi w}{\sqrt{h^2T^2+4\pi^2w^2}} \text{ und } \cos 2\pi\frac{\vartheta}{T} = \frac{hT}{\sqrt{h^2T^2+4\pi^2w^2}} \quad . \quad (8)$$

eintritt, und die Grösse hat

$$i_{max} = \pm\frac{2\pi K}{\sqrt{h^2T^2+4\pi^2w^2}}, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9)$$

während ohne Polarisation sein würde

$$i_{max} = \pm\frac{K}{w}. \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10)$$

Um aber den scheinbaren Uebergangswiderstand zu finden, welchen die Polarisation verursacht, müssen wir das Stromintegral $\int i.dt$ mit und ohne Polarisation vergleichen. Da dasselbe aber, über die ganze Periode T genommen 0 sein würde (dies würde die Wirkung auf ein Galvanometer darstellen), so müssen wir es nur über eine halbe Periode nehmen; wir finden dann diejenige Grösse, welche für ein Dynamometer oder Telephon in Betracht kommt, und zwar muss die halbe Periode, damit sich nicht Flächentheile von entgegengesetztem Vorzeichen gegenseitig aufheben, von einem Nullwerth von i bis zum nächsten genommen werden, d. h. ohne Polarisation offenbar von 0 bis $T/2$, mit Polarisation dagegen von $\vartheta - T/4$ bis $\vartheta + T/4$, wenn ϑ die Zeit ist, für welche i ein Maximum wird.

Wir erhalten so ohne Polarisation aus (2) ($p=0$):

$$J_0 = \int_0^{\frac{T}{2}} i dt = \frac{KT}{\pi w}; \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (11)$$

dagegen mit Polarisation aus (6):

$$J_p = \int_{\vartheta-\frac{T}{4}}^{\vartheta+\frac{T}{4}} i dt = \frac{2KT}{h^2T^2+4\pi^2w^2}\left(hT\cos 2\pi\frac{\vartheta}{T} + 2\pi w \sin 2\pi\frac{\vartheta}{T}\right)$$

und mit Einsetzung von (8)

$$J_p = \frac{2KT}{\sqrt{h^2T^2+4\pi^2w^2}}. \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (12)$$

Es war übrigens vorauszusehen, dass sich die Flächen J_0 und J_p verhalten würden, wie ihre maximalen Ordinaten, welche in (9) und (10) ausgedrückt sind.

Um nun zu sehen, welchen scheinbaren Widerstand Φ die polarisirbare Vorrichtung mit Wechselströmen hat, müssen wir

in (11) Φ statt w setzen, und den Werth gleich dem von (12) nehmen, d. h.

$$\frac{KT}{\pi\Phi} = \frac{2KT}{\sqrt{h^2T^2+4\pi^2w^2}},$$

woraus sich ergiebt, wenn wir zugleich einführen

$$\frac{hT}{2\pi} = \lambda\text{ [1]}: \quad \ldots\ldots\ldots \quad (13)$$

$$\Phi = \sqrt{\lambda^2+w^2}. \quad \ldots\ldots\ldots \quad (14)$$

Die Wirkung der Polarisation auf den scheinbaren Widerstand würde also erst dann vollkommen aufgehoben, d. h. $\Phi = w$ werden, wenn $\lambda = 0$, d. h. entweder $h = 0$ oder $T = 0$[2]). Je grösser also die Polarisations-, resp. Depolarisations-[3])Geschwindigkeit ist, um so kürzer müsste die Periode T, d. h. um so grösser die Frequenz der Stromwechsel sein, um die Polarisation annähernd zu eliminiren; eine vollständige Elimination ist undenkbar. Beim Nerven ist h von ungemeiner Grösse.

Es bietet keinerlei Schwierigkeit, die vorstehende Rechnung auch auf den Fall auszudehnen, wo der scheinbare Widerstand des polarisirbaren Leiters in der Wheatstone'schen Combination gemessen wird. Ich habe diese Rechnung ausgeführt, theile sie aber hier nicht mit, sondern führe nur in Bezug auf den letzteren Fall an, dass Gleichung (14) hier unverändert Gültigkeit hat.

Es sei ferner die Polarisation nicht annullirend, sondern erfolge nach dem Gesetze (s. oben S. 67):

$$\frac{\partial p}{\partial t} = h\left(i - \frac{p}{\alpha}\right). \quad \ldots\ldots\ldots \quad (15)$$

Hieraus mit (2) ergiebt sich durch Elimination von p und $\partial p/\partial t$:

$$\frac{\partial i}{\partial t} + h\left(\frac{1}{w}+\frac{1}{\alpha}\right)i = \frac{K}{w}\left(\frac{2\pi}{T}\cos 2\pi\frac{t}{T} + \frac{h}{\alpha}\sin 2\pi\frac{t}{T}\right). \quad \ldots \quad (16)$$

Die Integration dieser Gleichung ergiebt, wenn man wieder $i = 0$ für $t = 0$ werden lässt, mit Hinweglassung des mit der Zeit verschwindenden Gliedes:

---

1) Es ist leicht einzusehen, dass λ die Dimension eines Widerstands hat, denn nach (1) hat h die Dimension Widerstand dividirt durch Zeit.

2) Wird umgekehrt $\lambda = \infty$, so wird $\Phi = \infty$, d. h. der scheinbare Widerstand wird unendlich wie bei constanter Durchströmung.

3) Beide Geschwindigkeiten sind in (1) gleich angenommen; beim Muskel scheint aber die Depolarisationsgeschwindigkeit kleiner zu sein (vgl. S. 48); es würde kaum ausführbar sein, dies in die Rechnung einzuführen.

$$i = \frac{K}{w\left[h^2T^2\left(\frac{1}{w}+\frac{1}{\alpha}\right)^2+4\pi^2\right]}\left[\frac{2\pi hT}{w}\cos 2\pi\frac{t}{T}+\left(4\pi^2+\frac{h^2T^2}{\alpha}\left(\frac{1}{w}+\frac{1}{\alpha}\right)\right)\sin 2\pi\frac{t}{T}\right] \quad (17)$$

welche Gleichung für $\alpha = \infty$ natürlich in (5) übergeht. Indem ich die weitere Berechnung von i_{max} dem Leser überlasse, führe ich nur an, dass der Integralwerth einer halben Stromoscillation, wie oben zwischen zwei Durchgängen durch 0 genommen, sich ergiebt zu

$$J_p = \frac{KT}{\pi w}\cdot\frac{\sqrt{\frac{1}{w^2\lambda^2}+\left[\frac{1}{\lambda^2}+\frac{1}{\alpha}\left(\frac{1}{w}+\frac{1}{\alpha}\right)\right]^2}}{\frac{1}{\lambda^2}+\left(\frac{1}{w}+\frac{1}{\alpha}\right)^2}, \quad . \; . \; . \quad (18)$$

worin λ die in (13) angegebene Bedeutung hat. Man kann sich überzeugen, dass (18) für $\alpha = \infty$ in (12) übergeht.

Der scheinbare Widerstand ergiebt sich auf dem oben angegebenen Wege zu

$$\Phi = w\cdot\frac{\frac{1}{\lambda^2}+\left(\frac{1}{w}+\frac{1}{\alpha}\right)^2}{\sqrt{\frac{1}{w^2\lambda^2}+\left[\frac{1}{\lambda^2}+\frac{1}{\alpha}\left(\frac{1}{w}+\frac{1}{\alpha}\right)\right]^2}}. \quad . \; . \; . \; . \quad (19)$$

Wiederum wird Φ erst dann $= w$, wenn $\lambda = 0$ wird, während umgekehrt für $\lambda = \infty$ Φ den Grenzwerth $w + \alpha$ annimmt, d. h. denselben Werth wie bei constanter Durchströmung.

Anhang III.

Ueber einige Vorrichtungen zu thierisch-electrischen Versuchen.

1. Das Galvanometer.

Das von mir beschriebene Galvanometer[1]) hat, obwohl es an Empfindlichkeit Ausserordentliches leistet, und daher für viele Zwecke vor anderen den Vorzug verdient, den Uebelstand, dass das Drahtgewinde, welches direct auf den Dämpfer gewickelt ist, weder verschoben noch durch eine Thermorolle ersetzt werden kann. Ich habe daher vor 3 Jahren von Herrn Plath in Potsdam ein Galvanometer construiren lassen, welches mit meinem Dämpfer versehen ist, aber verschiebbare Spulen hat. Das Instrument ist nach einer von Herrn Plath schon früher eingeführten Construction

1) Dies Archiv, Bd. 21, S. 430.

auf Messingdreifuss mit Dosenlibelle montirt; der Schlitten ist ein Messingprisma. Der Dämpfer hat genau die in der angeführten Arbeit von mir angegebene Gestalt und Dimensionen, und wird durch einen möglichst dünnen Hals von plattgedrücktem Querschnitt gehalten. Die Spulen sind aus Messing, und haben ein sehr dünnes Futter, so dass die Drahtwindungen bei aufgeschobener Spule dem Dämpfer äusserst nahe sind. Ebenso ist ihre innere Wange möglichst dünn (1,6 mm) und hat an der dem Hals des Dämpfers entsprechenden Stelle einen Ausschnitt, so dass beide Spulen sich bei der Aufschiebung unmittelbar berühren können. Wie bei dem von mir früher beschriebenen Instrument sind auch seitlich vom Dämpfer noch Windungen vorhanden, so dass der Längsschnitt der Spule ähnliche Gestalt hat, wie beim anderen Instrument[1]), nur dass der Gesammtraum in zwei Spulen zerlegt ist, und jede 32 mm Windungsraum hat.

Dem Instrument sind zwei Hydrorollen (zusammen 40000 Windungen, Widerstand 14326 Siem.) und zwei Thermorollen beigegeben.

Der Magnetring sammt Stäbchen und Spiegel[2]) wiegt 1,1 gr, ist also etwas schwerer als bei dem Züricher Instrument.

Das Instrument hat ohne Astatisirungsvorrichtung 315 Mark gekostet, und hat sich in dreijährigem Gebrauche ausgezeichnet bewährt.

Die von Herrn Wipprecht in Königsberg nach meiner Angabe angefertigte Astatisirungsvorrichtung besteht aus einem geschlitzten und mit Theilung versehenen hölzernen Stabe, der mittels einer prismatischen Hülse auf das Ende des Schlittenprisma's als dessen Verlängerung aufgeschraubt wird. In dem Schlitze führt sich der Träger des zum Stabe senkrecht angebrachten Magneten; letzterer, von quadratischem Querschnitt (12 mm Seite), ist 25 cm lang; er wird in Schuhe eingelegt, welche auf dem Träger angebracht sind und eine micrometrische Einstellung gestatten. Die Aperiodicität wird in einem Abstande von 32 cm von der Axe des Instruments erreicht. Die ganze, sehr practisch gearbeitete Einrichtung hat sammt Magnet 30 Mark gekostet.

1) Vgl. a. a. O. Bd. 21, Taf. 8, Fig. 2.

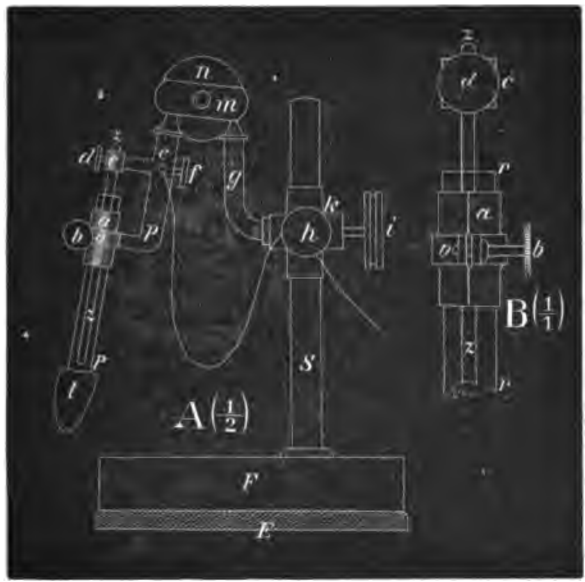
2) Der Spiegel hat 20 mm Durchmesser, würde aber ohne Schaden wie bei englischen Instrumenten, sich auf 16—12 mm reduciren lassen, zum Vortheil der Beweglichkeit.

2. Die Röhrenelectroden.

Schon seit vielen Jahren benutze ich eine Modification der du Bois'schen Röhrenelectroden, welche mir grosse Vortheile zu bieten scheint; dieselben sind vom Mechaniker Fr. Meyer in Zürich angefertigt.

Die du Bois'schen Electroden haben mehrere Nachtheile, welche jeder Erfahrene bestätigen wird: erstens sind die platten Röhren mit ihren Stielen, wenn sie zerbrechen, schwer zu ersetzen; zweitens ist die Art wie die Zinkbleche angeschraubt werden, eine Quelle beständiger Sorge, da die umgebogenen Enden des Bleches sich sehr schwer von Oxyd resp. Carbonat reinigen lassen und dabei leicht abbrechen; drittens erfolgt es beim Einpipettiren der Zinklösung in die Röhren sehr leicht, dass dieselbe statt in das Lumen aussen herabläuft und die Thonspitze unbrauchbar macht.

Meine Electroden (vgl. Fig. 5) haben ein ganz gewöhnliches, jederzeit leicht herstellbares rundes Glasrohr *rr* (7,3 mm äusserer,



Figur 5. (Die Platte *E* ist ein wenig zu dick gezeichnet.)

5,8 mm innerer Durchm.), welches in eine aufgeschlitzte Blechhülse *a* passt und in dieser mittels der die Backen der Verstärkung *v* zusammenpressenden Schraube *b* festgeschraubt wird. Statt des Zinkblechs haben sie einen Zinkdraht *z* von 2,2 mm Durchmesser, welcher in dem Canal *c* festgeklemmt wird, und durch

den Eindruck der Schraubenspitze in das Zink stets sicheren Contact findet. Der Hauptvortheil der Vorrichtung besteht darin dass man das Rohr unbehindert durch den Zinkstab zur Anbringung der Thonspitze und zur Füllung herausnehmen und fertig beschickt anbringen kann. Auch kann man umgekehrt, wie bei den du Bois'schen Electroden, den Zinkdraht herausziehen ohne das Rohr zu entfernen.

Im Uebrigen ist natürlich das vortreffliche du Bois'sche Stativ in der Hauptsache unverändert beibehalten. Nur habe ich die Isolirung nicht zwischen Stativ und Electroden angebracht (der gekrümmte Glasstab bricht bekanntlich leicht), sondern wie bei den Trogelectroden am Fuss, durch eine untergelegte Platte *E* von Ebonit. Das Stück *g* ist also von Metall. Die Platte *E* springt an den Rändern etwas vor, so dass zwei Electroden mit ihren Füssen an einander stossen dürfen, ohne Contact zu finden.

Den Leitungsdraht befestige ich neuerdings nicht unter dem Kopf einer Schnittschraube, sondern im Loch *e* mittels der Schraube *f*, damit man ihn ohne Schraubenzieher herausnehmen und (zur Orientirung der Ableitungsrichtung) an die Thonspitze der anderen Electrode halten kann.

Für die oben mitgetheilten Versuche (S. 4) wurde das einfache Rohr mit dem aus Figur 1 bis 4 ersichtlichen Gabelrohr vertauscht, und in dessen Ende ebenfalls ein amalgamirter Zinkdraht, oben abgebogen und mit angelöthetem Leitungsdraht, eingehängt.

3. Die feuchte Kammer.

Folgende Form der feuchten Kammer, welche jeder Schreiner anfertigen kann, habe ich seit etwa 15 Jahren stets bewährt gefunden.

Das Brett von hartem Holz (zur Verhütung des Werfens aus mehreren Lagen zusammengesetzt), ist $54^1/_2$ cm lang, $36^1/_2$ cm breit und $3^1/_2$ cm dick, und hat hölzerne Füsse von 2 cm Höhe. In einem Abstande von 2 cm vom Rande läuft auf der Oberseite des Brettes eine Nuth von 1,5 cm Tiefe und 2,1 cm Breite ganz herum. Auf die von derselben umschlossene Fläche von ca. $46^1/_2$ cm Länge und 28 cm Breite passt genau eine starke Spiegelglasscheibe (5—6 mm dick), welche nicht aufgekittet ist, sondern frei aufliegt. Letzteres ist sehr wichtig; man kann nämlich dann die Platte gut reinigen,

ohne die Kammer zu bewegen resp. ihre Apparate aus ihren Verbindungen zu entfernen.

In die Nuth passt ein Glassturz, und zwar so, dass er deren äusserem Rande anschliesst, bestehend aus Metallrahmen mit starken Glasscheiben. Der Sturz ist $50^1/_2$ cm lang, $32^1/_2$ cm breit und $26^1/_2$ cm hoch. Seine Glasflächen sind sämmtlich, mit Ausnahme der einen verticalen Langwand, auf der inneren Fläche mit angekittetem weissem Fliesspapier bedeckt; dasselbe lässt überall einen 1 cm breiten Rand frei, damit genug Licht einfallen kann.

Die eine Langseite der Nuth ist von 10 Glasröhren (Abstand 4 cm) durchbohrt, dieselben sind rechtwinklig gebogen; der verticale Theil geht am Innenrande der Nuth in die Höhe, bis zum Niveau der Oberfläche der Spiegelscheibe, der horizontale längere Theil ist auf der Unterseite des Brettes in eingefeilte Nuthen eingekittet und überragt den Rand des Brettes um 2 cm. Auf der gegenüberliegenden Langseite sind ebenfalls einige solche Röhren angebracht. Diese Röhren dienen zum isolirten Durchlassen von Leitungsdrähten, sowie als Bestandtheil von Wasserleitung, wo solche von Nöthen (vgl. oben S. 30).

Alles Holz ist schwarz lackirt. Diese Kammer, welche zu allen Arbeiten geräumig genug ist, kann ich Jedem als sehr bequem und practisch empfehlen.

4. Zur Graduirung des Compensators.

Das oben S. 39 erwähnte Froelich'sche Theorem macht es so leicht, den Widerstand einer Leitung, welche eine galvanische Kette enthält, nach der Wheatstone'schen Methode zu messen, dass sich die Möglichkeit bietet, das zur Graduirung des Compensators bekanntlich zu ermittelnde Verhältniss zwischen Widerstand des Compensatordrahts und Widerstand des Hauptkreises + Compensatordraht[1]) direct zu bestimmen, indem man beide Widerstände misst. Man hat hierbei noch den Vortheil, dass man, wenn ein Stöpselrheostat im Hauptkreise ist, für jeden durch denselben eingeführten Widerstand sogleich durch Rechnung die Graduationsconstante angeben kann. Ist nämlich w der Widerstand des Messdrahts, E die

1) Vgl. du Bois-Reymond's gesammelte Abhandl. Bd. 2, S. 234 ff.; meine allg. Muskelphysiologie im Handb. d. Physiologie, Bd. 1, 1. S. 188 f.

Kette (1 Dan.), W der Widerstand des Kettenkreises, bei eingesteckten Stöpseln, so ist, wenn auf den Widerstand R gestöpselt ist, der Werth des ganzen Messdrahtes

$$\frac{w}{W+R+w} \cdot E,$$

und derjenige eines Millimeters bei 1 m Drahtlänge ein Tausendstel davon. Um ein Beispiel zu geben, ist an einem meiner Compensatoren $w = 2{,}14$ Ohm, $W = 2{,}10$ Ohm, E 1 Dan., so dass der Werth c eines Millimeters für

$R =$	0	1	2	5	10	20	50 etc.	Ohm
$c =$	0,5047	0,408	0,343	0,232	0,150	0,088	0,039	Milli-Volt.

Sollte c eine runde Zahl, z. B. 0,1 Milli-Volt ($^1/_{10000}$ Dan.) sein, so müsste $R = 17{,}16$ Ohm gemacht werden. Ich ziehe es vor für die gewöhnlich gebrauchten Werthe von R die c-Werthe auf einer Tafel so zusammenzustellen, dass nur Additionen nöthig sind; z. B. für $R = 20$:

1	0,0883
2	0,1766
3	0,2648
4	0,3531
5	0,4414
6	0,5297
7	0,6180
8	0,7062
9	0,7945

so dass z. B. für 20, 586 gefunden wird

..6	5297
.8. 7	062
5.. 44	14
20, 586 = 51,7 Milli-Volt.	

Für die obige Widerstandsmessung am Kettenkreis ist nur zu beachten, dass die durch die Kette aus dem Gesichtsfeld gebrachte Scala durch eine Hilfsrolle mit Hilfsstrom auf irgend einen Theilstrich zurückzubringen ist, für welchen dann compensirt wird. Der Vorzug des Verfahrens vor dem von du Bois-Reymond angegebenen liegt weniger in der Leichtigkeit seiner Ausführung als in dem Umstande, dass für jeden in den Hauptkreis eingeführten Widerstand sich die Graduationsconstante sofort durch Rechnung ergiebt.

Wer äusserst schwache electromotorische Kräfte zu messen hat, braucht überhaupt nur den Widerstand seines Messdrahts w zu kennen, da gegen den eingeführten grossen Werth von R w und W verschwinden. Soll z. B. ein Millimeter Messdraht $= 0{,}001$

Milli-Volt sein, so muss $R = 1000\,w$, also wenn wie oben $w = 2{,}14$ Ohm, $R = 2140$ Ohm sein. In aller Strenge wäre dann der Werth eines Theilstrichs nach Obigem 0,000998 M.-V., der Fehler ist also verschwindend. Für ganz kleine Kräfte braucht man also behufs der Graduirung nur den Widerstand eines einzigen Drahtes zu messen.

Die Widerstandsschwankungen eines stets bis zu gleicher Höhe mit zimmerwarmen Flüssigkeiten gefüllten Daniell sind so unbedeutend, dass der durch sie bewirkte Fehler für die bei weitem meisten thierisch-electrischen Kraftmessungen nicht in Betracht kommt. Wo es auf absolute Genauigkeit ankommt, die Graduirung also vor jedem Versuch wiederholt werden muss, ist das du Bois'sche Verfahren in der neuesten Gestalt[1]) das einzig empfehlenswerthe.

---

1) Beschrieben bei M. Mendelssohn, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 383 f.

Entgegnung.

Von

A. Gruenhagen.

Die neuen Beobachtungen, welche Jegorow in Dogiel's Laboratorium über den Einfluss des Sympathicus auf die Vogelpupille [1]) angestellt hat, veranlassen mich zu folgender Erwiderung.

Reizung des unteren Halsmarks, sowie Reizung des obersten Halsknotens bei frisch getödteten Tauben bedingt regelmässig die von mir beschriebenen langsamen Erweiterungsvorgänge der im übrigen bewegungslosen Pupille. Dass Reizung des obersten Halsknotens nach Jegorow-Dogiel nicht als directe Sympathicusreizung gelten soll, ist zwar eine originelle, aber darum noch keine richtige Behauptung, und dass Reizung des unteren Halsmarks am getödteten reflexlosen Thier nicht ebenfalls den Werth einer directen — im Gegensatz zu einer reflectorischen — Reizung des Sympathicus besitzen soll, doch wohl kaum zu begründen.

Jegorow-Dogiel beklagen sich, dass ich allerlei Nebensachen, welche sie für wichtig halten, in meiner Arbeit unerwähnt gelassen habe. Ich bin eben der Ansicht, dass es im Interesse möglichster Kürze wünschenswerth ist, auf den fort und fort erneuten Vortrag des operativen und experimentellen ABC zu verzichten. Ein dieser Anschauungsweise entgegengesetztes Verhalten führt leicht dazu, den Hauptpunkt, um welchen es sich handelt, zu verdecken, und dieser Hauptpunkt ist im vorliegenden Falle in der Frage zu suchen, ob die nun ja auch von Jegorow-Dogiel anerkannte Erweiterung der Vogelpupille nach electrischer Reizung des obersten Halsganglions von diesem ausgeht oder nicht.

Jegorow-Dogiel meinen, dass eine Mitreizung des intrakraniellen Trigeminusstammes die in Rede stehende Pupillenbewegung ausgelöst habe, und unterstützen diese allerdings kühne Muthmassung durch die Angabe, dass Durchschneidung des Trigeminus nach seinem Abgang vom Hirne und vor dem Eintritt in

1) Dieses Archiv Bd. 41, p. 326.

das Felsenbein jene von mir beschriebene Pupillenreaction aufhebe. Abgesehen davon, dass der von mir angegebene Versuch bei Anwendung der eben ausreichenden Stromstärke nur dann gelingt, wenn man das Ganglion zwischen die reizenden Electroden fasst, sofort aber versagt, wenn man die Electroden bei unveränderter Grösse des Stromreizes neben dem Ganglion aufsetzt, und abgesehen ferner dass Stromschleifen, wenn sie bei einer Spannweite der Electroden von ca. 2 mm den in der Schädelhöhle von gut leitenden Massen umgebenen Trigeminusstamm zu erregen im Stande sein sollten, Stromstärken voraussetzen, welche nicht einmal dem ungeübtesten Anfänger beifallen würde in Gebrauch zu ziehen, dürfte es doch selbst Jegorow-Dogiel nicht entgangen sein, dass die von ihnen geübte Durchschneidung des Trigeminus diesen Nerven keineswegs den von ihnen als möglich erachteten Stromschleifen entrückt, und dass, wenn die von ihnen vorgenommene Durchschneidung thatsächlich doch den behaupteten Wirkungsausfall zur Folge gehabt haben sollte, dann viel eher an die Vernichtung nervöser Verbindungen zwischen Ganglion sympath. und Trigeminus zu denken wäre als an die Absperrung von Stromschleifen. Was Jegorow-Dogiel gereizt haben mögen, als sie die Gegend des ausgerissenen Ganglions tetanisirten und trotz der Abwesenheit des Ganglions dennoch Pupillenerweiterung erzielten, wage ich nicht zu entscheiden, aber dass dem Ganglion nervöse Fortsätze zukommen könnten, welche in der Gegend liegen geblieben sind, wäre doch mindestens zu erwägen. Kurz so sehr ich anerkenne, dass Dogiel gegenwärtig meine litterarischen Winke zu beachten anfängt, so wenig kann ich diese Anerkennung übertragen auf seine oder Jegorow's Bemühungen, in meinen Angaben über die Bedeutung des obersten Halsknotens der Vögel Unrichtigkeiten zu entdecken, welche auf fehlerhafter Versuchsanordnung beruhten. So oft die positiven Ergebnisse electrischer Reizungsversuche dem einen oder anderen Forscher unbequem wurden, so oft hat man sich zur Verdächtigung derselben der Stromschleifenhypothese bedient, während doch Jedermann wissen könnte, dass Inductionsströme, wenn sie bei directer Application auf einen freigelegten Nervenstamm gerade ausreichen, um die Function desselben wachzurufen, ihre wahrnehmbare Wirkung auf den Nerven einbüssen, wenn man sie dicht neben letzterem dem Nachbargewebe zuleitet.

Ueber Messung des Druckes im Auge.

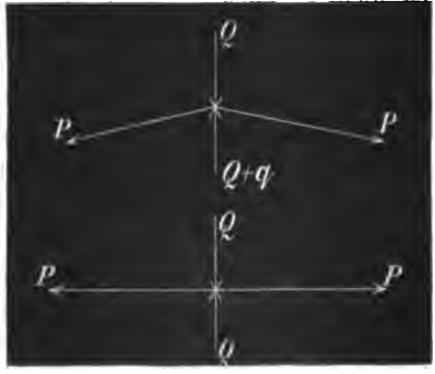
Von

A. Fick.

Ich glaube eine Methode gefunden zu haben, welche die schon oft behandelte Aufgabe der Augenheilkunde löst, durch blosse Untersuchung von aussen den hydrostatischen Druck im Inneren des Augapfels zu bestimmen. Natürlich wird von einer solchen Methode Niemand billigerweise eine Genauigkeit verlangen wie sie eine unmittelbare manometrische Untersuchung liefern könnte. Den praktischen Bedürfnissen der Augenheilkunde scheint mir indessen meine Methode vollkommen zu genügen.

Um das Princip der Methode recht anschaulich zu machen, gehe ich von folgender einfachen mechanischen Betrachtung aus. Sei Fig. 1 ein geknickt verlaufender Faden, gespannt mit der Kraft *P*. Drückt man gegen den Knick desselben von oben mit

Figur 1.



Figur 2.

der Kraft *Q*, so muss man von unten einen um einen gewissen Betrag *q* grösseren Druck $Q + q$ ausüben, wenn Gleichgewicht bestehen soll, denn ein Theil des Druckes von unten wird durch von oben nach unten wirkende Componenten der Spannung *P* aufgewogen. Anders liegt die Sache, wenn der Faden (siehe Fig. 2)

gerade gespannt ist, dann wird Gleichgewicht nur statt finden, wenn auf seine Mitte von oben und von unten mit der gleichen Kraft Q gedrückt wird, die Spannung P mag einen Werth haben, welchen sie wolle, denn es wirkt gar keine Componente der Spannung dem Druck von oben oder von unten entgegen.

Aehnliches gilt bei einer Blase, deren Wand von einer biegsamen Membran gebildet ist, und in deren Innerem ein gewisser hydrostatischer Druck herrscht. Es sei ein ebenes Plättchen mm gegen die Blase angedrückt mit der Kraft Q und sie habe das Plättchen so tief in die Blase eingedrückt, dass sich dieselbe um das Plättchen herum vorwulstet. (Siehe Fig. 3.) Dann hält



Figur 3.

die Kraft Q Gleichgewicht erstens dem auf die ganze Fläche des Plättchens entfallenden hydrostatischen Drucke und zweitens noch gewissen Componenten der Blasenwandspannung, da jetzt die ersten Tangenten an der Blasenoberfläche von der Ebene des Plättchens schräg nach oben abgehen.

Nehmen wir zweitens an, eine Kraft Q habe das Plättchen mm gerade so tief eingedrückt, dass die nächst angrenzenden Theile der Blasenwand mit der unteren Fläche des Plättchens genau in eine Ebene fallen. (Siehe Fig. 4.) Dann ist die Kraft Q

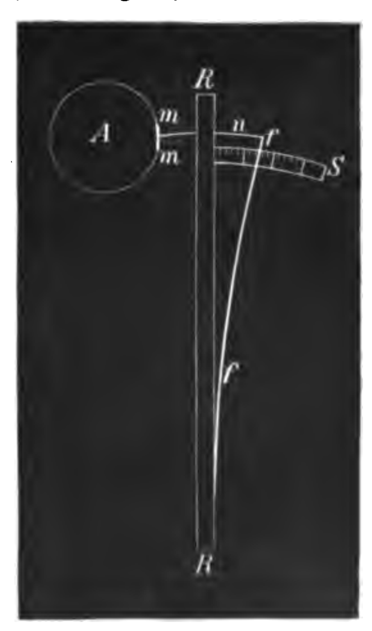


Figur 4.

dem auf die Oberfläche des Plättchens *mm* entfallenden hydrostatischen Drucke im Inneren genau gleich. Es wirkt nämlich jetzt keine Componente der Wandspannung mit, weder im Sinne der Kraft Q noch im Sinne des inneren Drucks, denn die Zugrichtung der Wandspannung rings am Rande des Plättchens ist die Richtung der Tangenten der Blasenoberfläche an diesem Rande, da aber nach unserer Voraussetzung diese Tangenten in die Ebene des Plättchens selbst fallen, so hat die Wandspannung hier keine Componente senkrecht zu jener Ebene.

Im dritten möglichen Falle, wo eine Kraft Q das Plättchen nur soweit in die Blase eingedrückt hat, dass sein Rand noch freihervorsteht, ist jene Kraft offenbar kleiner als der auf ein dem Plättchen gleiches Oberflächenstück der Blase entfallende hydrostatische Druck.

Wie auf Grund dieses Principes ein Augendruckmesser zu konstruiren ist, ergiebt sich leicht. Ein ganz dünnes Schildchen von Messing *mm* (siehe Fig. 5) von 6—7 mm Durchmesser sitzt



Figur 5.

auf einem kleinen Drahtstiele *n*, der an einem federnden Stahlstreifchen *ff* befestigt ist. Das andere Ende desselben ist an einem starken Messingrähmchen *RR* befestigt, in dessen Lich-

tung das Streifchen in seiner Gleichgewichtslage ganz frei steht. Das Rähmchen trägt ausserdem die Scala *S*, an welcher abgelesen werden kann, wie weit die Feder ausgebogen ist, und einen passenden Handgriff, der in der Figur nicht gezeichnet ist.

Man drückt nun, indem man den ganzen Apparat mittels des Handgriffes führt, das Schildchen gegen das zu untersuchende Auge an, wie in der Figur angedeutet ist, bis es mit der nächst angrenzenden Zone des Auges genau eine Ebene bildet. Dann liest man an der Scala *S* ab, wie viel Gramm Druck das Schildchen bei dieser Biegung der Feder gegen das Auge ausübt. Der hydrostatische Druck im Auge entspricht dann der Höhe einer Quecksilbersäule, deren Grundfläche die Fläche von *m m* und deren Gewicht die gefundene Anzahl von Grammen ist.

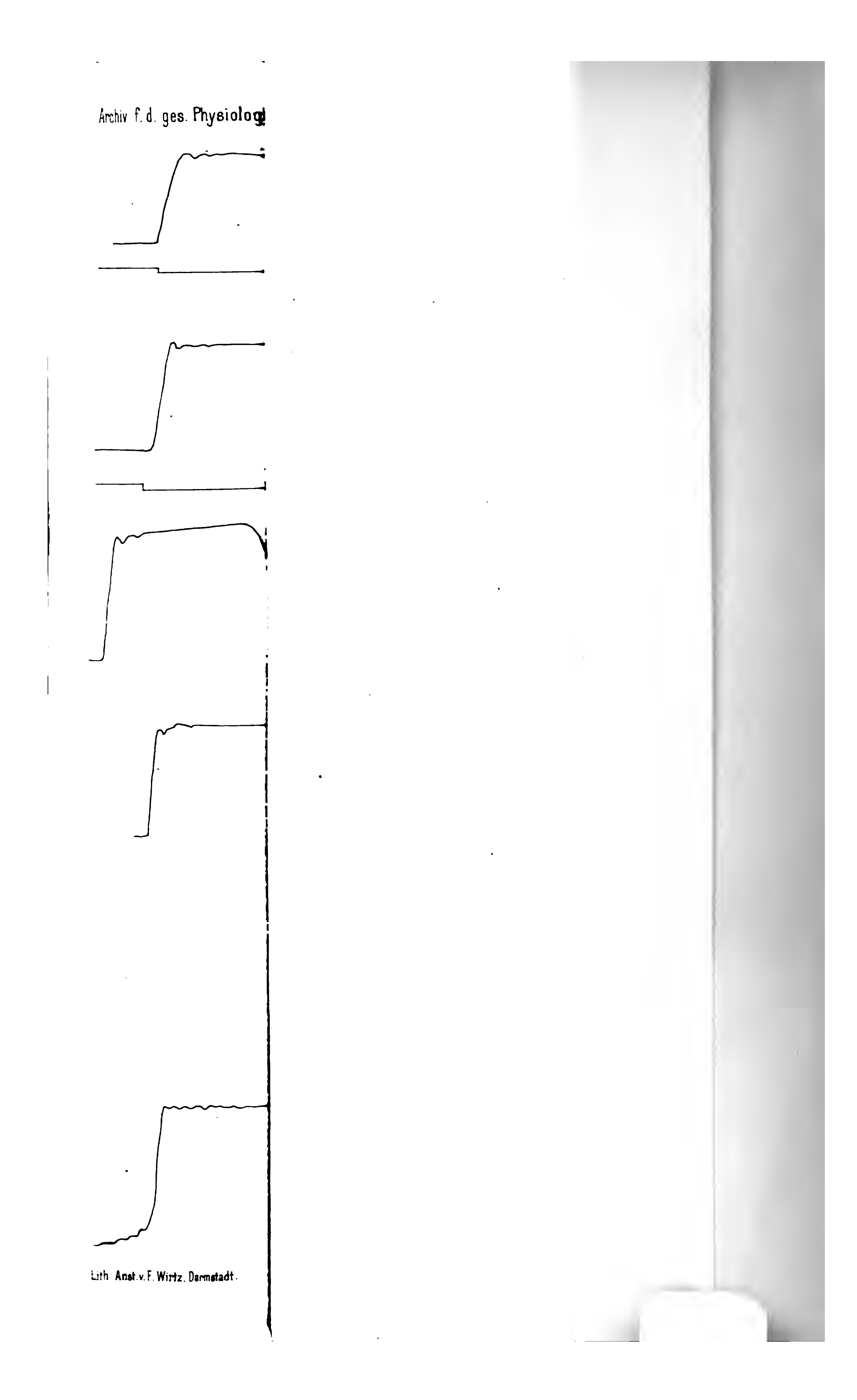
Der Mechaniker W. Siedentopf in Würzburg hat mir ein Instrument dieser Art genau nach meiner Angabe angefertigt, dessen Leistungsfähigkeit ich durch Versuche folgender Art geprüft habe. Ein ausgeschnittenes Schweins- oder Schafsauge wurde durch den Sehnerven möglichst ausgeräumt. Dann wurde in den Stumpf des Sehnerven eine Canüle eingebunden, welche durch Vermittelung einer unten tubulirten theilweise mit Wasser, theilweise mit Luft gefüllten Flasche mit einem Quecksilbermanometer verbunden war. Durch Einblasen von Luft in einen Seitenzweig des zum Manometer führenden Schlauches konnte ein beliebiger Druck im Inneren des Auges hergestellt werden, welchen das Quecksilbermanometer angab. Während nun ein Beobachter dies ausführte, betastete der andere, ohne den Stand des Manometers zu sehen, das Auge mit dem Instrumente und notirte den Stand. Hieraus wurde der Druck berechnet und mit dem Stande des Manometers verglichen. Die Uebereinstimmung war eine durchaus befriedigende, Die Abweichungen waren regelmässig nur wenige Millimeter.

Natürlich erfordert die Handhabung des Instrumentes, insbesondere die sichere Beurtheilung, wann das Schildchen mit seiner nächsten Umgebung gerade eine Ebene bildet, einige Uebung.

Ich beschränke mich hier auf diese kurze Erörterung des Principes des Apparates. Genauere Mittheilung über die numerischen Ergebnisse der Prüfungsversuche sowie über andere am lebenden Auge mit dem Instrumente angestellte Versuche, werden demnächst in einer Inauguralabhandlung folgen.

Nachdem ich die vorstehende kurze Mittheilung geschrieben

hatte, habe ich bemerkt, dass schon vor zwei Jahren Maklakoff ein ophthalmotonometrisches Verfahren bekannt gemacht hat, das, wie es scheint, auf demselben — allerdingst äusserst nahe liegenden — Gedankengange beruht, wie Imbert im selben Bande des Archive d'ophthalmologie (Bd.V) gezeigt hat. Gleichwohl glaube ich nicht diese Mittheilung unterdrücken zu sollen, da das Verfahren von Maklakoff offenbar ein sehr umständliches, unbequemes ist, das sich schwerlich in der Praxis einbürgern kann, während das hier beschriebene Verfahren für einen geübten Beobachter leicht und ohne alle Beschwerde für den Untersuchten ausführbar ist.



Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt.

Ueber die Wirkung höchster electrischer Reizfrequenzen auf Muskeln und Nerven.

Von

Julius Roth, cand. med.

Mit Tafel I.

I.

Nachdem schon seit längerer Zeit bekannt war, dass ein Muskel, der von einer bestimmten Anzahl electrischer Reize getroffen wird, in Tetanus geräth, musste sich die Frage aufdrängen, ob die Zahl der Reize, auf welche der Muskel mit Tetanus reagirt, bis ins Unendliche gesteigert werden könne, oder eventuell von welcher Zahl der Reize an etwas Anderes als Tetanus eintrete.

Apriori wurde geschlossen, dass bei der successiven Erhöhung der Reizfrequenz ein Fall eintrete, bei dem sich die einzelnen Reize so summiren, dass ihre Wirkung, sei es auf den Nerven, sei es auf den Muskel direct, sich gleich verhalte, wie wenn das betreffende Muskelpräparat in den Kreis eines constanten Stromes aufgenommen würde, so dass also bei Oeffnung und Schliessung desselben Einzelzuckung eintrete; ausserdem lässt sich aber bei immer weiterer Steigerung der Reizfrequenz ein Fall denken, bei dem der einzelne Reiz eine so minimal kleine Zeit dauert, dass die molecularen Umänderungen, die wir uns mit dem Vorgange der Erregung verknüpft denken, mehr Zeit in Anspruch nehmen, als die Dauer des Reizes beträgt, dass also in Folge dessen gar keine nach Aussen sichtbare Wirkung der Reizung eintritt. Diesen apriori gefolgerten Erwartungen entsprechen die Resultate, welche die verschiedenen Forscher bei der praktischen Lösung dieses Problems erhalten haben, nicht in allen Punkten; ausserdem differiren diese Resultate unter sich ganz wesentlich. Der Grund dieser Controversen ist hauptsächlich in der Verschiedenheit der bei den Beobachtungen angewandten Methodik zu suchen, und

zwar ganz besonders in der verschiedenen Art und Weise, wie die electrischen Reize hoher Frequenz erzielt wurden. Die zur Prüfung dieser Frage angewandten Methoden differiren aber auch nicht unwesentlich in Bezug auf Regelmässigkeit, sowohl in der Aufeinanderfolge, als auch in der Intensität der von ihnen gelieferten Reize.

Grünhagen[1]), der dadurch Unterbrechungen eines Reizstromes erhielt, dass er den Rand eines rotirenden, stromführenden Zahnrades gegen eine Perlnadel streifen liess, fand, dass ein Muskel bei einer bekannten Stromstärke und bei einer bekannten Stromintensität beim Oeffnen und Schliessen mit einer Einzelzuckung, bei Steigern der Stromstärke dagegen mit Tetanus antwortet. Diese Methode erlaubte bei der grösseren Umdrehungsgeschwindigkeit des Rades 2800 Schliessungen des Stromes von $^1/_{8000}$ Sec. Dauer zu erzeugen.

Engelmann[2]) liess auf einem cylindrischen, mit Unterbrechungsstellen aus Hartkautschuk versehenen Stromunterbrecher zwei Silberspitzen, welche den Strom zu- und wegführten, so schleifen, dass Schliessungs- und Unterbrechungszeiten in beliebigem Verhältniss variirt werden konnten. Mit dieser Versuchsanordnung, die ihm ungefähr 2000 Unterbrechungen pro Secunde (Dauer der Reizzeit zur Dauer des Intervalles 2 : 1) im Maximum erlaubte, fand Engelmann, dass um so kürzere Intervalle noch Tetanus bewirken, je grösser die Intensität des Reizstromes ist; bei geringerer Intensität wirke diese rasche Folge von Unterbrechungen wie ein constanter Strom.

Bernstein[3]) fand unter Anwendung seines acustischen Stromunterbrechers, bei dem eine Feder gegen eine Quecksilberkuppe schwingt, dass bei circa 300 Reizen pro Secunde eine stärkere Stromstärke Tetanus, eine schwächere dagegen bloss bei der Oeffnung eine Einzelzuckung, die sogenannte Anfangszuckung, bewirkt.

V. Frey und Wiedemann[4]) prüften ebenfalls die Frage,

1) Pflüger's Archiv 1872, Bd VI.

2) Pflüger's Archiv 1871, Bd. IV.

3) Bernstein, Ueber den Erregungsvorgang im Nerven- u. Muskelsystem, 1871.

4) v. Frey u. Wiedemann, Ueber die Verwendung der Holtzschen Maschine zu physiol. Reizversuchen. Ber. d. math.-phys. Cl. d. sächs. Ges. d. Wissensch. 1885.

ob sich eine Reizfrequenz finden würde, bei welcher der Musckel nicht mehr in Tetanus geriethe. Sie suchten ihren Zweck dadurch zu erreichen, dass sie die Funken, die eine Holtz'sche Influenzmaschine liefert, in einem luftverdünnten Raume unterbrachen; in Folge der Potentialdifferenz an den beiden Enden der Unterbrechungsstelle springt nun die Electricität in einer durch Einschalten von Widerständen regulirbaren Anzahl über, wodurch der Nerv, der in den Kreis eingeschaltet ist, von der gleichen Anzahl von Reizen getroffen wird. Die Verf. fanden nun, dass bei 3000 bis 15000 Reizen pro Secunde der Tetanus schwindet, und statt dessen bloss Oeffnungs- oder Schliessungszuckung eintritt.

Den bis dahin erwähnten Methoden, eine rasche Folge von Stromunterbrechungen zu erhalten, lässt sich vielleicht vorwerfen, dass die Reize nicht regelmässig auf einander folgten, und dass sich die Zahl der Reize nicht genau bestimmen lasse. Es ist ja längst bekannt, dass bei grosser Tourenzahl rotirender Zahnräder oder Cylinder Schleudern der Contaktfedern eintritt; ebenso bekannt ist es, dass bei Anwendung von Quecksilberkontakten Oscillationen an der Quecksilberkuppe auftreten, welche durch Interferenz mit den Schwingungen des Fadens bald ein längeres bald ein kürzeres Eintauchen der federnden Spitze bewirken; ebensogut kann es vorkommen, dass hin und wieder die Spitze gar nicht eintaucht. Mit einem Wort: Die Anwendung der Quecksilbercontakte hat eine uncontrollirbare Reizfrequenz zur Folge.

Die grosse Differenz der Zahlen, die bei der Anwendung der Holtz'schen Maschine gefunden wurde, spricht genügend für die Unzulässigkeit dieser Methode zur Prüfung der vorliegenden Frage.

Ein sicheres Mittel, eine regelmässige Folge electrischer Reize von genau angebbarer Zahl zu bekommen, hat Kronecker[1]) angewendet, indem er longitudinale Schwingungen eines Eisenstabes zur Erzeugung von Inductionsströmen verwendete. Der tönende Stab wurde magnetisirt und über die Knotenstelle einer Inductionsspule geschoben, in welcher, entsprechend den Compressionen und Dilatationen, durch Aenderung des magnetischen Momentes Ströme von genau angebbarer Frequenz inducirt wurden. Von der Regelmässigkeit dieser Schwingungen habe ich mich mit dem Telephon überzeugt.

---

1) Kronecker, Die Genesis des Tetanus. Du Bois' Archiv 1868.

Aber diese Methode ist nur anwendbar bei Beuutzung langer Stäbe, welche von Hand angerieben werden können. Sobald man behufs Erreichung sehr hoher Töne (über 4000 Schwingungen) kurze Stäbe anwenden muss, wird die Methode illusorisch. Man bekommt nämlich in diesem Falle, da kein Platz für gehöriges Anreiben vorhanden ist, nur ganz kurz dauernde pipsende Töne. Das Mittel nun, das Kronecker anwendete, um diesem Uebelstand abzuhelfen, bringt es mit sich, dass die Regelmässigkeit der Schwingungen verloren geht. Indem er das Ende eines in der Mitte festgeklemmten Stabes durch zwei mechanisch gedrehte, stark angepresste Rollen anreibt, bekommt er Töne, die nach seinen eigenen Angaben ausserordentlich schwierig rein zu erhalten sind, da ganz geringe Unebenheiten der sich berührenden Flächen die Intensität und wahrscheinlich auch die Höhe des Tones zu ändern im Stande sind. Kronecker, der diesen Umstand discutirt, glaubt zwar, dass unter günstigen Bedingungen der Ton doch viele Secunden lang rein erhalten werden könne, doch sprechen die Tetanuscurven, die er in seiner Arbeit bringt, gegen diese Annahme. Die Bilder stellen Zick-Zack-Linien dar. Aus meinen eigenen Versuchen hat sich ergeben, dass die Tetanuscurve eines in regelmässigen Intervallen gereizten Muskels, wobei die Zahl der Reize beliebig hoch sein kann, eine schnurgerade Linie ist; so wie auch nur die geringste Unregelmässigkeit in der Reizung eintritt, zeigt diess der Muskel an, indem er Oscillationen aufzeichnet. Die Unregelmässigkeit der Schwingungen manifestirt sich übrigens durch ihre acustische Wirkung; denn es ist weder mir noch Anderen gelungen, mit dem Kronecker'schen Apparate reine Töne zu bekommen. Das Auftreten von Transversalschwingungen dürfte jedenfalls auch einen Grund für die Unreinheit und Unregelmässigkeit dieser Töne liefern; denn das Kronecker'sche Toninductorium bietet ja absulut keine Garantie dafür, dass bloss Longitudinalschwingen producirt werden. Es ist daher anzunehmen, dass Kronecker bei keiner der supponirten Reizfrequenzen den Tetanus verschwinden sah, weil bei diesen Versuchen nicht Reize hoher und regelmässiger Frequenz, sondern vielmehr unregelmässiger Stösse von relativ geringerer Anzahl auf das Muskelpräparat einwirkten.

Ich will an dieser Stelle noch nebenbei bemerken, dass ich bei Anwendung eines Stabes von zwei Meter Länge, der mit der

Hand gerieben wurde, bei direkter Reizung das Muskelpräparat gar nicht in Bewegung zu versetzen vermochte, während bei indirekter Reizung der Muskel in kräftigen Tetanus stieg. Die Reizzahl betrug in diesem Falle etwa 5000. Figur 4 stellt die Tetanus-Curve bei indirekter Reizung dar.

II.

Ich glaube nun im Folgenden ein Mittel angeben zu können, welches in zuverlässiger Weise electrische Reize von hoher, regelmässiger und genau controllirbarer Frequenz anwenden lässt. Dieses Mittel ist das Microphon. Ausser den bereits an ihm hervorgehobenen Eigenschaften, die es befähigen, zur Lösung der vorliegenden Frage verwendet zu werden, besitzt es noch den Vortheil, dass an ihm sowohl die Wirkung des constanten Stromes, als auch diejenige von Wechselströmen studirt werden kann.

Abgesehen von den Versuchen mit dem Telephon, die den Zweck hatten, zu zeigen, wie sich der Muskel verhalte, wenn das mit ihm in Verbindung gesetzte Telephon mit verschiedenen Vocalen angesprochen wird, ist das Microphon, so viel mir wenigstens bekannt geworden, bis jetzt noch nicht zu physiologischen Reizversuchen verwendet worden. Zu meinen Versuchen verwendete ich ausschliesslich das Blake-Microphon mit Platin-Kohlencontakt, wie es von der Züricher Telephongesellschaft geliefert wird. Die Grösse des Inductoriums ist von den Technikern so gewählt worden, dass bei einer bestimmten electromotorischen Kraft ein Maximum der inducirten Ströme erzeugt wird; desshalb sind die Drahtspulen dieses Inductoriums in einander gewickelt und unbeweglich festgemacht.

Dieses Blake-Microphon verwendete ich nun in der Weise für meine Reizversuche, dass ich Pfeifen von verschiedener Tonhöhe vor demselben tönen liess. Da es aus verschiedenen Gründen wünschbar war, diese längere Zeit tönen zu lassen, so liess ich sie durch einen Gasmotor anblasen, aus dem durch beliebige Variirung des Drucks die darin befindliche Luft ausgetrieben werden konnte. Es ist ohne weiteres klar, dass eine Hauptbedingung für das Zustandekommen von exakten Resultaten ist, dass die Pfeifen gleichmässig tönen müssen; denn die geringste Unregelmässigkeit wirkt von sich aus reizend auf die Nerven, da sie eine Unregelmässigkeit erstens im primären, und zweitens in Folge

dessen im secundären Kreise bewirkt. Für die zur Wirkung auf das Muskelpräparat gelangenden Reize besitzen wir einen doppelten Maassstab: denn einmal ist unser Ohr ein sehr feines Reagens in Bezug auf jede noch so feine Aenderung in der Höhe und Regelmässigkeit des die Reizströme bewirkenden Tones; dann aber liefert auch der Muskel selber den Beweis, ob ihn eine Folge von regelmässigen oder von unregelmässigen Reizen trifft; denn im ersteren Falle zeichnet er auf der rotirenden Trommel seine Verkürzung mit einer geraden Linie auf, im zweiten Falle dagegen zeichnet er eine unregelmässig gewellte Curve auf. Wie man sieht, könnte demnach das Muskelpräparat zur Prüfung reiner Töne verwendet werden.

Ausschliesslich studirte ich in diesen Versuchen das Verhalten des Muskselpräparates gegen Wechselströme. Als electromotorische Kraft des primären Stromkreises diente mir ein Trocken-Element, dessen electromotorische Kraft ungefähr derjenigen eines Leclanché gleichkommt. Eine Verstärkung des primären Stromkreises wird von dem etwas subtilen Instrumente nicht ertragen; wenigstens versagte es mir schon nach zwei Stunden den Dienst, wenn als electromotorische Kraft zwei Leclanchés dienten. Der secundäre Strom dieses Microphon wurde mittelst unpolarisirbarer Electroden dem Nerven zugeführt. In diesen secundären Stromkreis war eine Wippe ohne Bügel so eingeschaltet, dass gleichzeitig sowohl der Reizstrom, als auch ein zeitmessender Strom geschlossen werden konnte, der mit einem electrischen Markirungsapparate verbunden war.

In den vorliegenden Untersuchungen wurde immer der Gastrocnemius des Frosches verwendet; das abgeschnittene Ende des Femur war in der Klemme des Myographiums befestigt, das Ende der Achillessehne trug einen ziemlich schweren Hebel, der die Zuckungen des Muskels auf den berussten rotirenden Cylinder eines Ludwig'schen Kymographiums aufzeichnete. Unmittelbar unter die Curven des zuckenden Gastrocnemius markirte der Anker des Electromagneten, der in den zeitmessenden Strom eingeschaltet war, die Dauer der Reizung auf das Muskelpräparat. Um zu constatiren, dass im secundären Stromkreis wirklich so viele Wechselströme inducirt würden, als die Schwingungszahl der vor dem Microphon tönenden Pfeife betrug, war in den Reizkreis ein Telephon eingeschaltet, durch das ich mich während der gan-

zen Dauer der Versuche überzeugen konnte, dass es den gleichen Ton, den die Pfeife in's Microphon hineinblies, wiedergab. Die Schwingungszahl der Pfeifen wurde mittelst der Sirene bestimmt.

III.

Lässt man unter den oben erwähnten Bedingungen vor dem Microphon Pfeifen, deren Schwingungszahl bis 2400 pro Secunde beträgt, tönen, so geräth der Froschmuskel in Tetanus; sowie dagegen eine Pfeife, deren Ton 2500 Schwingungen besitzt, auf das Microphon einwirkt, so reagirt der Muskel absolut gar nicht, weder beim Oeffnen noch beim Schliessen des Reizkreises. Die Stromstärke des primären Kreises war sowohl bei diesen beiden Versuchen, wie bei allen anderen, deren ich noch erwähnen werde, immer dieselbe, nämlich diejenige eines Gassner'schen Trockenelementes. Der eben erwähnte Versuch zeigt also, dass der Tetanus verschwindet, wenn bei einer Stromstärke, wie sie das Inductorium eines Blake-Microphon liefert, 5000 Reize in der Secunde auf den Nerven eines Muskelpräparates einwirken. Ebenso gibt es eine Grenze der Reizfrequenz, die noch Tetanus zu erzeugen im Stande ist, für directe Erregung; diese liegt bei der gleichen Stromstärke um etwa 300 Reize pro Secunde tiefer, als diejenige für indirekte Erregbarkeit.

Sehr anschaulich lässt sich diese Erscheinung demonstriren, wenn abwechselnd ein Ton, der Tetanus zu erzeugen im Stande ist, und ein anderer, bei dem der Tetanus verschwindet, vor dem Microphon zum Tönen gebracht wird. Sowie der tiefere Ton auf das Microphon einwirkt, steigt der Muskel im Tetanus, sobald aber der höhere zur Wirkung kommt, sinkt der Muskel auf die Abscisse herunter. Figur 1 gibt die graphische Darstellung dieses Experimentes, 1a bei indirecter, 1b bei directer Reizung. Dass der Strom während des Tönens beider Pfeifen geschlossen blieb, wird durch die Marke des zeitmessenden Stromes bewiesen. Gegen den Einwand, dass der höhere Ton gar nicht auf den Nerven eingewirkt habe, ist zu erwidern, dass in dem gleichen Kreis, in dem der Nerv eingeschaltet war, das Telephon den gleichen Ton wiedergab, der vor dem Microphon tönte. Der Tetanus entspricht in dem eben angeführten Falle einer Tonhöhe von 1700 Schwingungen, also einer Frequenz von 3400 electrischen Reizen.

Nachdem nun dieser Fundamentalversuch des öfteren zur

Controlle wiederholt wurde, drängte sich im weiteren die Frage auf, ob und wie sich die eben angeführte Erscheinung ändert, wenn die Stärke der auf den Nerven einwirkenden Irritamente verändert wird. Die Intensität des inducirten Stromes konnte bloss durch Abschwächen variirt werden, was entweder durch Einschalten von Widerständen, oder durch grösseren Abstand der Pfeife von der Membran des Microphon bewirkt wurde. Wie bereits oben erwähnt wurde, sind nämlich die Drahtspulen des Inductoriums unbeweglich und so angeordnet, dass sie für eine bestimmte electromotorische Kraft ein Maximum der Intensität des inducirten Stromes bewirken. Es würde also keine grössere Stromstärke erzielt, wenn der Microphonstrom durch Spulen mit mehr Windungen, z. B. durch einen Du Bois'schen Schlittenapparat hindurchgeleitet würde. Eine Erhöhung des secundären Stromkreises durch Erhöhung der electromotorischen Kräfte scheitert an dem Umstande, dass die feinen Contaktstellen, die das Blake-Microphon besitzt, durch zu starke Ströme verdorben werden, so dass gar keine Ströme mehr inducirt werden.

Indem ich nun die Frage prüfte, wie sich der Muskel verhalte, wenn bei einer Reizfrequenz und einer Stromintensität, die noch Tetanus bewirken, die letztere gradatim abgeschwächt würde, gelangte ich zu folgenden Resultaten:

Wird bei einer bestimmten Stromstärke und einer bestimmten Reizfrequenz, die Tetanus zu erzeugen im Stande sind, die Stromstärke abgeschwächt, so steigt der Muskel bei einem bestimmten Werthe dieser letzteren nicht mehr in Tetanus, sondern vollführt bloss eine Einzelzuckung, die mit dem Anfang der Reizung, d. h. mit der Schliessung des Reizkreises zusammenfällt. Bei weiterem Abschwächen der Stromintensität nimmt die Höhe dieser Einzel- oder Anfangs-Zuckung mehr und mehr an Höhe ab, bis schliesslich der Muskel gar keine Bewegung mehr ausführt. Lässt man nun bei dieser abgeschwächten Stromstärke eine Pfeife, deren Ton tiefer ist, als der vorher angewandte, in das Microphon tönen, so reagirt der Muskel auf diesen Reiz hin, sei es mit Tetanus, sei es mit Einzelzuckung, je nachdem dieser letztere Ton höher oder tiefer ist.

Es geht hieraus also hervor, dass je geringer die Zahl der electrischen Reize ist, um so geringer auch die Intensität des Stromes wird, sowohl diejenige, die Einzelzuckung bedingt, als

auch in noch viel höherem Maasse diejenige, durch die der Muskel gar nicht mehr erregt wird. Figur 2 dient dazu, um das eben geschilderte Verhältniss zu illustriren: 2a stellt zwei Tetanuscurven dar, die der Muskel aufzeichnete, als das Maximum der Stromstärke auf ihn einwirkte; 2b gibt die Einzelzuckungen wieder, die derselbe Muskel ausführte, nachdem der primäre Kreis bei der ersten der hier angeführten Zuckung durch Einschalten von 60 Siemens, bei der zweiten durch Einschalten von 70 Siemens und bei der dritten durch Einschalten von 80 Siemens abgeschwächt wurde.

Nach Einschalten von 90 Siemens reagirte der Muskel absolut gar nicht mehr. Die Reizfrequenz betrug in dem angeführten Falle 4000 Reize pro Secunde. Wurden hierauf bei der zuletzt erwähnten Stromstärke eine Reizfrequenz von 2000 pro Secunde zur Wirkung gebracht, so stieg der Muskel wieder in Tetanus.

Es geht also aus den angeführten Versuchen hervor, dass der Muskel bei einer bestimmten Reizfrequenz auf drei verschiedene Arten zu reagiren im Stande ist, je nach der Verschiedenheit der angewendeten Stromstärke:

Erstens: Der Muskel reagirt gar nicht bei einer unteren Grenze der Stromstärke.

Zweitens: Der Muskel antwortet mit einer Einzelzuckung bei einem Mittelwerthe der Stromstärke.

Drittens: Der Muskel geräth in Tetanus bei einer oberen Grenze der Stromstärke.

Die Reihenfolge dieser drei Sätze steht nun allerdings in umgekehrtem Verhältniss zum Gang der Experimete, über die ich soeben referirt habe. Ich stellte auch meine Versuche meist so an, dass ich von einem Maximum der Stromstärke ausging, um von diesem aus das zugehörige Minimum zu finden. Es ist aber einleuchtend, dass der Gang des experimentellen Beweises ebensogut auch in der umgekehrten Ordnung vor sich gehen kann, allerdings bloss innerhalb der Grenzen, die das von mir angewendete Blake-Microphon zulässt. Was aber allgemein aus diesen drei Sätzen abstrahirt werden muss, von denen jeder der Ausdruck für eine ganz bestimmte Erscheinung ist, lässt sich folgendermaassen zusammenfassen:

1. Das Zustandekommen des Tetanus in einem nicht ermüdeten Muskelpräparat ist abhängig von zwei Variabeln, nämlich von der Stromintensität und von der Reizfrequenz.

2. Wird der Werth der Stromintensität als constant betrachtet, so entsteht bei einem bestimmten Werthe der Reizfrequenz kein Tetanus mehr, sondern einfache Schliessungszuckung. Bei einem ganz bestimmten Grenzwerthe der Reizfrequenz reagirt der Muskel absolut gar nicht mehr.

3. Wird der Werth für die Reizfrequenz als constant betrachtet, so entspricht diesem ein ganz bestimmter Werth der Stromintensität, bei dem ebenfalls kein Tetanus auftritt.

4. Der zweiten Variabeln muss ein absoluter Grenzwerth entsprechen, weil es für die erste einen solchen gibt; der Grenzwerth für die Intensität ist diejenige Stromstärke, die nicht mehr erregend, sondern tödtend wirkt.

IV.

Vergleicht man nun die von mir gewonnenen Resultate mit denjenigen jener Forscher, die ich im Anfange dieser Arbeit angeführt habe, so wird sich unschwer eine gewisse Aehnlichkeit herausfinden lassen. Hier wie dort wurde ein Zustand des Muskels gefunden, in dem er eine Folge von intermittirenden Reizen bloss mit einer einzigen Zuckung zu beantworten im Stande ist. Abgesehen aber von dem Unterschiede, dass jene Forscher (mit einziger Ausnahme von Bernstein) beim Oeffnen und Schliessen die erwähnte Einzelzuckung erhielten, während ich einzig und allein nur beim Schliessen des Reizstroms eine solche auftreten sah, eine Erscheinung, die sich mir in Hunderten von Versuchen immer und immer wieder bestätigte, differiren unsere Ansichten ganz wesentlich in der Frage, ob die Erscheinung der Einzelzuckung als die letzte Aenderung im Gleichgewichtszustande des Muskels zu betrachten sei, in die er bei Erhöhung der Reizfrequenz gerathen kann, oder ob es nicht bei noch weiterer Steigerung der Zahl der Irritamente einen Zustand des Muskels gebe, in welchem er absolut gar nicht mehr reagire. Meine Versuche haben gezeigt, dass das letztere der Fall ist. In diesem Resultate sehe ich aber gar nichts Auffälliges, denn es entspricht ja bloss der aprioristischen Voraussetzung, deren ich gleich am Anfange dieser Arbeit erwähnt habe. Die Erscheinung der Einzelzuckung kann überhaupt nicht mehr in dem schroffen Gegensatz zum Auftreten des Tetanus betrachtet werden, seitdem von Bernstein und Schönlein be-

wiesen wurde, dass die sogenannte Einzelzuckung ein kurz dauernder Tetanus und gar keine einzelne Zuckung ist.

Ich habe oben von einem Gesetze gesprochen, das zwischen den beiden Variabeln Stromintensität und Reizfrequenz herrscht; dieses Gesetz würde uns in den Stand setzen, zu bestimmen, auf welche von den drei oben erwähnten Arten der Muskel auf Reizung reagire, wenn für die beiden Grössen ganz bestimmte Werthe eingesetzt würden. Leider scheiterten meine Bemühungen, dieses Gesetz bestimmt zu formuliren, an der Schwierigkeit, die Intensität so rasch verlaufender Wechselströme zu messen, wie ich sie zu meinen Versuchen nöthig hatte. Das Instrument, das ich dazu verwenden wollte, ist eine Art Dynamometer von Kipp und Sohn in Delft, in welchem die Bifilarrolle durch ein kurzes Bündel weichen Eisens ersetzt ist, welches durch die Wechselströme in wechselndem Sinne magnetisirt und zugleich aus seiner Ruhelage, die um 45^0 gegen die Windungsebene geneigt ist, abgestossen wird. Es lassen sich mit diesem Instrument Telephonströme sehr leicht nachweisen; Messungen wären aber kaum damit auszuführen, weil verschiedene Umstände, wie z. B. die Trägheit der magnetischen Masse und der remanente Magnetismus, den Zusammenhang zwischen Ausschlag und mittlerer Stromstärke sehr compliciren. Ganz besonders ungünstig für meine Zwecke ist der Umstand, dass für hohe Frequenzen die Empfindlichkeit sehr rasch abnimmt. Da das Telephon die höchsten wie die tiefsten Töne mit annähernd gleicher Intensität wiedergab, so konnte ich mir die Erscheinung, dass die von ihnen bedingten Ströme am Dynamometer einen so geringen Ausschlag bewirkten, nicht anders erklären, als dass das betreffende Instrument zur Messung der hier in Frage kommenden Ströme desshalb unbrauchbar sei, weil sich der Magnetismus in den kleinen Eisenstäben nicht so schnell ändern könne, als die Zahl der Wechselströme beträgt, die diese Aenderung bewirken sollen.

V.

Im Weiteren stellte ich noch darüber Versuche an, ob sich in Bezug auf die negative Schwankung und die secundäre Zuckung Aenderungen der bereits bekannten Resultate ergeben würden, wenn die Nerven mit den hohen Reizfrequenzen, die mir meine Versuchsanordnung gestattete, gereizt würden. Bei der Unter-

suchung in Bezug auf die negative Schwankung verfuhr ich folgendermaassen: Der Sehnenspiegel eines Frosch-Gastrocnemius wurde mit etwas Milchsäure ganz schwach angeätzt, und der dadurch entstandene Muskelstrom auf die gewöhnliche Art durch eine ihm entgegengesetzt gerichtete electromotorische Kraft compensirt. Der Strom des ruhenden Muskels war mittelst Thonstiefeln zu einer Wiedemann'schen Bussole abgeleitet; die Beobachtung der Ausschläge wurde mit dem Fernrohr angestellt.

Wurde nun der Ischiadicus des Muskelpräparates, der über unpolarisirbare Electroden gebrückt war, auf die oben beschriebene Art gereizt, so machte ich folgende Beobachtungen:

Wird der Nerv von circa 5000 electrischen Reizen pro Secunde getroffen, worauf der zugehörige Muskel nicht mehr mit Bewegung antwortet, so findet auch keine negative Schwankung statt; bei jeder andern noch so hohen Reizfrequenz dagegen, die noch Tetanus oder Einzelzuckung zu erzeugen im Stande ist, kommt eine starke negative Schwankung zur Beobachtung. Das Auftreten der adterminalen Actionsströme scheint also eine Folge der Contraction des Muskels und nicht des auf den Nerven einwirkenden Reizes zu sein.

Was nun noch die secundäre Zuckung anbetrifft, so beobachtete ich folgende Erscheinungen:

Wird der Nerv mit so hohen Reizfrequenzen variirt, dass sein zugehöriger Muskel nicht mehr im Stande ist, in Tetanus zu gerathen, so bleibt auch der zweite Muskel, dessen Nerv dem Quer- und Längsschnitt des ersten Muskels anliegt, unerregt. Wird dagegen der erste Muskel mit einer Frequenz gereizt, deren Höhe den primären Muskel noch in Tetanus zu versetzen im Stande ist, so macht der secundär erregte Muskel eine Einzelzuckung. Figur 3 soll dieses Verhältniss illustriren. Bei 3a ist die Tetanuscurve dargestellt, die der Muskel zuerst bei primärer Reizung, und bei 3b die Einzelzuckung, die derselbe Muskel nachher bei secundärer Reizung aufzeichnete. Die Reizfrequenz war bei beiden Reizversuchen 4800 pro Secunde. Figur 3c stellt zum Vergleich Einzelzuckungen dar, die derselbe Muskel auf Reizung mit einem Du Bois'schen Schlittenapparate, dessen Rollen über einandergeschoben waren, beim Oeffnen und Schliessen des primären Stromkreises aufzeichnete.

Ich kann mir die angeführte Erscheinung, nach welcher der

primär gereizte Muskel in Tetanus geräth, während der secundär von diesem erregte Muskel bloss eine Einzelzuckung auszuführen im Stande ist, nur durch die geringe Intensität der adterminalen Actionsströme erklären, die ihrer Zahl nach tetanisirend wirken sollten. Es ist diess eine ähnliche Erscheinung, wie diejenige, die ich oben anführte, dass nämlich ein primär gereizter Muskel bloss eine Einzelzuckung ausführen kann, wenn die Stromintensität bis zu einem bestimmten Werthe abgeschwächt ist.

VI.

Ich glaube nun mit der Anwendung des Microphon als physiologischen Reizapparat ein Mittel gefunden zu haben, welches aller Voraussicht nach dazu geeignet sein dürfte, die Frage nach der Wirkung hoher Reizfrequenzen endgültig zu erledigen. Der Punkt, der einzig in dieser Frage noch nicht gelöst ist, nämlich die Bestimmung des Abhängigkeitsverhältnisses der beiden Variabeln, Stromstärke und Reizfrequenz, kann bestimmt werden, sobald von den Technikern ein Microphon geliefert wird, das speciell für die hier nothwendigen Zwecke gearbeitet ist, d. h. starke Stromstärken verträgt.

Vorliegende Arbeit wurde während der Sommerferien dieses Jahres im physikalischen Labarotorium der Universität Zürich ausgeführt. Ich ergreife mit Vergnügen diese Gelegenheit, Herrn Prof. Kleiner auch öffentlich meinen besten Dank auszusprechen für die liebenswürdige Art und Weise, mit der er mir während der ganzen Dauer dieser Versuche die technischen Schwierigkeiten überwinden half.

Ueber die Schwingungen der Stimmbänder bei Lähmungen verschiedener Kehlkopfmuskeln.

Von

Prof. **N. Simanowski** in St. Petersburg.

Jeder von uns besitzt einen höchst vollkommenen musikalischen Apparat — den Kehlkopf, auf dem, wie Hyrtl sich scherzweise ausdrückt, Jeder leicht spielen kann; — trotzdem erscheint in der Physiologie der feineren Verrichtungen dieses Organs heute noch so Manches nicht aufgeklärt. Bis auf den heutigen Tag ist man noch darüber nicht einig, welche Nerven diese oder jene Gruppe der Kehlkopfmuskeln versehen.

Da im vorliegenden Aufsatze vom Kehlkopf blos als musikalichem Apparate die Rede sein wird, indem dessen Functionen als Respirationsorgan unerörtert bleiben, so wollen wir vorerst den wichtigsten der Kehlkopfmuskeln betrachten, dank welchen die erstgenannte Function zu statten kommt. Dieser Muskel, der vor dem Kehlkopfe liegt, befestigt sich an den vorderen Flächen des Schild- und Ringknorpels und indem dessen Endpunkte bei der Contraction sich einander nähern, werden die wirklichen Stimmbänder gespannt.

Dieser Muskel wird der musc. crico-thyreoid. ant genannt. In meiner im vorigen Jahre veröffentlichten Untersuchung über die Innervation verschiedener Kehlkopfmuskeln[1]) bestätigte ich auf Grund meiner Experimente die Ansicht derjenigen Autoren, die die Innervation des genannten Muskels durch den äusseren Zweig der oberen Kehlkopfnerven annehmen und führte zugleich auch Gründe an gegen die damals soeben erschienenen Untersuchungen von Prof. Exner[2]). Letzterer schreibt die Innervation dieses Muskels

---

1) Botkin's klinische Zeitung 1885 (russisch).

2) Prof. Sigmund Exner. Die Innervation des Kehlkopfes, Separatabdr. aus dem LXXXIX. Bande der Sitzb. der k. Akad. der Wissensch. III. Abth. Febr.-Heft 1884.

einem von ihm neu entdeckten Kehlkopfnerven zu, den er zum Unterschiede von den bereits bekannten — dem oberen und unteren Kehlkopfnerven — als mittleren Kehlkopfnerven bezeichnet (n. laryngeus medius). Dieser Nerv entspringt nach Exner aus dem ram. pharyngeus des herumschweifenden Nerven und tritt in den genannten Muskel an derselben Stelle ein, wie der äussere Zweig des oberen Kehlkopfnerven. Dieser mittlere Nerv besitzt nach Exner eine höchst wichtige, nach unserer Meinung jedoch nicht gut erklärliche Bedeutung für das Leben des Thieres, da nach seinen Untersuchungen die beiderseitige Durchschneidung dieser Nerven den Tod des Thieres viel schneller nach sich ziehen soll, als die Durchschneidung der beiden oberen und unteren Kehlkopfnerven. Die Untersuchungsmethode war sowohl bei uns als bei Exner im Allgemeinen dieselbe: indem wir diesen oder jenen Kehlkopfnerven durchschnitten und das Thier sodann nach einem gewissen Zeitraume tödteten, beobachteten wir den Grad der Degeneration und Atrophie verschiedener Kehlkopfmuskeln, welche sich nach der Durchschneidung entwickelten. Nach dem Grade der Atrophie konnte man mit grosser Wahrscheinlichkeit darüber urtheilen, inwiefern die Innervation des betroffenen Muskels vom durchschnittenen Nerven abhängt. Indem wir den äusseren Zweig des oberen Kehlkopfnerven bei Hunden durchschnitten, erhielten wir nach einiger Zeit (nach 2—3 Monaten und später) eine höchst auffallende Atrophie des erwähnten vorderen Kehlkopfmuskels. Exner verfuhr beim Studium der Innervation einzelner Kehlkopfmuskeln folgendermaassen: erstens reizte er bei Thieren verschiedene Kehlkopfnerven und beobachtete sodann, welche von den Kehlkopfmuskeln sich in Folge dessen verkürzten; zweitens beobachtete er, welche von den Kehlkopfmuskeln nach der Durchschneidung dieses oder jenes Nerven degenerirten; drittens endlich verfolgte er unter dem Mikroskop die Verbreitung der Nervenästchen bis zu ihren Muskelendigungen (an drei Kinderkehlköpfchen). Sowohl nach Durchschneidung des n. recurrent., als auch des äusseren Zweiges des oberen Kehlkopfnerven konnte er nicht die geringste Degeneration des erwähnten musc. crico-thyreoid. ant. wahrnehmen und erklärt er solches, indem er für diesen Muskel die Existenz eines speciellen Nerven, nämlich des mittleren Kehlkopfnerven annimmt. Die Reizung des letzteren mit dem electrischen Strom und die Durchschneidung desselben bedingt nach Exner

im ersteren Falle Contraction, im letzteren dagegen Atrophie dieses Muskels.

Indem er schliesslich die von ihm gemachten Betrachtungen zusammenfasst, kommt er jedoch zu dem Schlusse, dass, obgleich der musc. crico-thyroid. ant. speciell durch den mittleren Kehlkopfnerv innervirt wird, derselbe auch noch durch den äusseren Zweig des oberen Kehlkopfnerven der entgegengesetzten Seite innervirt wird. Somit stimmen die Resultate unserer Untersuchungen nicht überein. Die sehr überzeugenden Präparate des nach Durchschneidung des äusseren Zweiges des oberen Kehlkopfnerven bei Hunden atrophisch gewordenen Muskels wurden von uns in einer der Sitzungen der Gesellschaft Russischer Aerzte in St. Petersburg seiner Zeit demonstrirt und hinterliessen uns nicht den geringsten Zweifel über die Richtigkeit der erhaltenen Thatsachen. Indem wir jedoch auch im vergangenen Jahre unsere Untersuchungen im Gebiete der Kehlkopfinnervation, wenn auch in ganz anderer Richtung als früher fortsetzten, konnten wir der Entscheidung dieser Frage auch auf ganz anderem Wege näher treten, wobei die erzielten Resultate den Sinn der bereits erhaltenen Thatsachen nur bestätigten.

Die Frage über die Function des erwähnten Muskels diente bis zuletzt als Ausgangspunkt sowohl neuer Arbeiten als auch neuer Voraussetzungen, die zuweilen einen rein hypothetischen Character besitzen und jeder factischen Grundlage entbehren. So erschien unlängst eine Arbeit von Cohen Tervaert[1]), der die Fähigkeit dieses Muskels bei seiner Contraction die vorderen Flächen des Schild- und Ringknorpels einander zu nähern, vollkommen abspricht, indem er demselben die Fähigkeit zuschreibt, eine Biegung des Schildknorpels auszuführen, in Folge dessen die Seitenflächen desselben sich einander nähern, der Winkel desselben mehr nach vorn rückt, daher die Stimmbänder, welche zugleich mit dem letzteren nach vorn gezogen werden, sich bei der Stabilität ihres hinteren Stützpunktes verlängern.

Die im vorigen Jahre von uns in Angriff genommenen Untersuchungen wurden in der directen Absicht angestellt, die Schwingungstypen der Stimmbänder bei Paresen verschiedener Kehlkopfmuskeln zu studiren. Bis auf die neuere Zeit besassen wir über

---

1) Centralblatt für Laryngologie 1886 Nr. 3.

die Schwingungen der Stimmbänder einen höchst unbestimmten und ungenügenden Begriff. Die Benennung der Kehlkopftöne als Brust-, Kopf-, Falsetttöne u. s. w. entbehrt jeder wissenschaftlichen Grundlage und bildet bloss das Product einer rein willkürlichen Vorstellung über die Processe, die beim Singen gewisser Töne in unserem Kehlkopf stattfinden, wesshalb in die Erklärung der Entstehung dieser Töne viel Subjectives und Empirisches hineingetragen wird. Bei Aufstellung einer derartigen Nomenklatur, die wir speciell Sängern, nicht aber Physiologen und Laryngologen verdanken, richtete man sich mehr nach den Empfindungen, die von Sängern beim Singen gewisser Töne erhalten wurden, als nach den Vorstellungen über den Schwingungstypus der Stimmbänder — ob dieselben nach dem Muster der Klarinettenzünglein schwingen, oder einen Ton nach Art der Orgelpfeifen hervorbringen oder endlich sich mehr den Schwingungen der Saiteninstrumente nähern, abgesehen schon von feineren Schwingungen derselben beim Hervorbringen zusammengesetzter Töne — bei Zweiklang u. s. w.

Die Laryngologen beschäftigen sich schon seit langem mit dem Studium derjenigen Veränderungen des Stimmapparates, die bei Brust- und Falsetttönen stattfinden. Es ist ihnen nicht entgangen, dass die Länge der Stimmbänder, die Breite und Form der Stimmspalte in solchen Fällen verschieden ist. Auf Grund der sowohl mit dem Laryngoscope gemachten Untersuchungen, als auch der an ausgeschnittenen Thierkehlköpfen angestellten Experimenten, deren Stimmbänder mittelst eines von unten von der Luftröhre aus hineingetriebenen Luftstromes in phonatorische Schwingung gebracht wurden, gelangten die Forscher zu dem Resultate, dass man die Stimmbänder als elastische Membrane betrachten kann, die nach Art der Metallzünglein einiger musikalischen Instrumente Schwingungen auszuführen im Stande sind. Indem die Zünglein Schwingungen nach oben und unten ausführen, bringen sie die Luft in Vibration und erzeugen so einen Ton. Solch ein Zünglein ist auf Fig. I dargestellt. Das Stimmband kann als ein breites Zünglein betrachtet werden, das sich breit an der inneren Fläche des Kehlkopfrohres befestigt, wobei dessen innerer ebenfalls breiter in das innere des Kehlkopfraumes gekehrter Theil, der mit der gleichen Seite des entgegengesetzten Stimmbandes die Kehlkopfspalte bildet, Schwingungen ausführt. Indem die Stimmbänder Schwingungen nach unten zur Luftröhre, und nach

oben in der Richtung nach dem Kehlkopfeingang ausführen, können dieselben, wie spätere Beobachtungen zeigten, bei ihren Schwin-



Figur I und II.

gungen sich durch deren innerem Rande parallel verlaufende Knotenlinien in zwei oder mehrere Abschnitte theilen. Ein derartige Knotenlinie ist auf Fig. II punctirt dargestellt (*d*=*d*). *d*, *d*, *d* bezeichnet die Befestigungspuncte des breiten Züngleins.

Im Jahre 1878 benutzte Prof. Oertel[1]) zum Studium der Stimmbandschwingungen ein längst bekanntes physikalisches Instrument — das Stroboskop. Auf Grund stroboskopischer Untersuchungen[2]) gelangte er zu dem Schlusse, dass bei Brusttönen die Stimmbänder mit ihrer ganzen Masse schwingen, indem sie in ihrer ganzen Masse nach unten (Fig. VI) und oben Schwingungen ausführen, wobei dieselben dick erscheinen (Fig. III *B*). Bei



Figur III.

Falsetttönen dagegen erscheinen die Stimmbänder länger und schmäler, ihre Ränder aber dünner (Fig. III *A*), wobei sie in ihrer Länge durch schmale Linien in mehrere Abschnitte getheilt werden (Fig. IV und V). Der schmälere Abschnitt, der nach innen zur

---

1) Centralblatt für d. med. Wissenschaften 1878 Nr. 5 und 6.

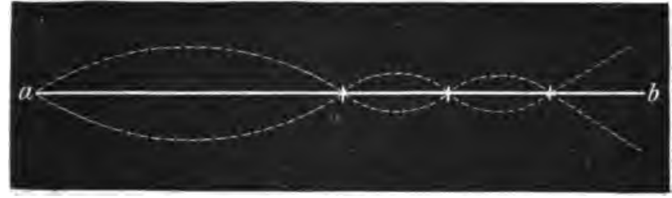
2) Der Untersuchungsmodus der Stimmbandschwingung mittelst des Stroboskops ist von Prof. D. Koschlakoff beschrieben. Siehe Wratsch (russisch) 1884 und Pflüger's Archiv 1886 Bd. 38.

Stimmritze gerichtet ist, führt deutlichere Schwingungen aus, als der breite periphere Theil, der sehr schwach schwingt (D. Koschlakoff).

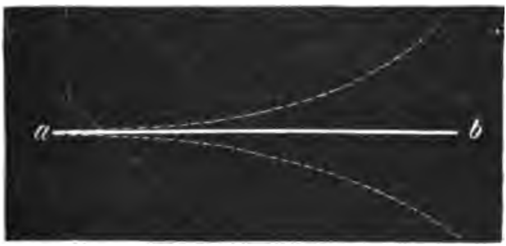
Wollten wir graphisch die Schwingungen des Stimmbandquerschnittes bei Brustton und Falsett darstellen, so würde Fig. VI die Schwingungen bei ersterem, Fig. IV und V bei letzterem bezeichnen.



Figur IV.



Figur V.



Figur VI.

Prof. D. Koschlakoff, der sich das Studium der Polyphonien, die beim Singen in pathologischen Fällen (Polypen, Unebenheiten der Stimmbänder u. s. w.) vorkommen, zur Aufgabe stellte, bestätigte im Grossen und Ganzen die von Oertel wahrgenommenen Thatsachen; ausserdem machte derselbe an von ihm künstlich construirtem Kehlkopfe[1]) die interessante Beobachtung, dass ausser synchronischen Schwingungen, wobei die Stimmbänder gleichzeitig sich heben und senken, auch andere, nämlich „alternirende“ Schwingungen stattfinden können (an Fig. VII *B*), wobei in der Zeit, wo das eine Band sich nach oben bewegt, das andere sich senkt und umgekehrt (Fig. VII *A*). Den letzteren Schwingungstypus, der bei den stroboskopischen Beobachtungen sehr deut-

1) Pflüger's Arch. l. c. und Wratsch 1883.

lich wahrnehmbar ist und mittelst der graphischen Methode auf berusstem Papier eines schnell rotirenden Cylinders aufgeschrieben werden kann, gelang es uns auch photographisch darzustellen.



Figur 7.

Die früher unbekannten alternirenden Schwingungen (an und für sich interessant als ein neuer Schwingungstypus, wahrgenommen am künstlichen Stimmenapparat, der aus zwei elastischen Membranen besteht und einen sehr angenehmen brusttonähnlichen Laut giebt), die am künstlichen Kehlkopf wahrgenommen worden, wurden bis jetzt weder an Kehlköpfen lebender Thiere und Menschen, noch an Leichen entnommenen Kehlköpfen beobachtet. Es schien uns daher sehr interessant zu entscheiden, ob derartige Schwingungen auch in Kehlköpfen lebender Thiere stattfinden. Nachdem die physikalischen Bedingungen, unter denen derartig Schwingungen am künstlichen Kehlkopfe zu Stande kommen, studirt und bemerkt worden, dass als ein dem Zustandekommen der alternirenden Schwingungen günstiges Moment u. A. der verschiedene Spannungsgrad beider Bänder (D. Koschlakoff) erscheint, machten wir den Versuch derartige Schwingungen auch am lebenden Kehlkopfe nach Erfüllung gewisser Vorbedingungen zu erhalten. Da uns bekannt, dass die Spannung der wirklichen Stimmbänder hauptsächlich durch Vermittelung des musc. crico-thyroid. ant. stattfindet, wobei der grösseren oder geringeren Contraction desselben der grössere oder geringere Spannungsgrad der Bänder und die Höhe des erzeugten Tones entspricht, so wollen wir fernerhin diesen Muskel der Kürze halber den musikalischen Kehlkopfmuskel nennen. Da wir auf Grund unserer früheren Untersuchungen wissen, dass dieser Muskel durch den äusseren Zweig des oberen Kehlkopfnerven innervirt wird, so können wir, um die Wirksamkeit dieses Muskels auf der einen Seite aufzuheben, ohne die andre Seite zu beschädigen, entweder den entsprechenden Zweig des oberen Kehlkopfnerven durchschneiden oder einfach den ganzen

1) Pflüger's Arch. 1885.

Muskel entfernen, indem wir denselben z. B. herausschneiden oder ihn vollständig auskratzen. Wir verfuhren auch auf die angegebene Weise: in einem Falle entfernten wir diesen Muskel vollständig, indem wir ihn sorgfältig auskrazten, in dem anderen dagegen durchschnitten wir den entsprechenden äusseren Zweig des oberen Kehlkopfnerven. Auf Grund dieser letzteren Versuche überzeugten wir uns abermals von der Richtigkeit der aus den früheren Beobachtungen gezogenen Schlüsse über die Innervation des musikalischen Muskels durch eben diesen Nerv. Die erhaltenen Resultate werden übrigens besser aus der Beschreibung der Versuchsanordnung selbst zu ersehen sein.

Für unsere Versuche mussten solche Thiere gewählt werden, deren Kehlkopf fähig ist, musikalische Töne von gewisser Stärke und Constanz zu erzeugen. Am meisten eignen sich hierzu unserer Meinung nach Hunde. Von sieben zu diesem Zwecke operirten Hunden gelang es uns zwar bloss zwei für den Versuch brauchbare zu erhalten; diese letzteren waren aber Sänger in ihrer Art. Lagen sie während des Versuchs mit offenem Maule auf dem Tische angeschnürt, so gaben sie selbstständig (ohne Kneifen, Beibringung von Schmerzen) fortwährend Töne von bestimmter Höhe und Stärke von sich und zwar während des ganzen Versuchs, der zuweilen eine Stunde und mehr dauerte. Wie es scheint, eignen sich zu derartigen Versuchen besonders Hunde von nervösem Temperament und mehr verwöhnte, z. B. Hühnerhunde oder Bastarde von denselben. Indem sie Töne von sich gaben, drückten sie beständig ihre Unruhe aus, da sie während des Versuchs sich in sehr unbequemer und hilfloser Lage befanden. Man trifft jedoch Hunde an, die durch nichts zu zwingen sind Töne von sich zu geben — der grösste Schmerz entlockt ihnen bloss ein sehr kurzes Winseln.

Die Versuchsanordnung bestand in Folgendem: der Hund wurde auf dem Tische mit dem Bauche nach unten zurechtgelegt und gefesselt. Das Maul wurde weit aufgethan und mittels besonderer Sperrer fixirt[1]). Vor dem offenen Maule des Thieres befand

---

1) Die ausführliche Beschreibung der laryngoskopischen Untersuchungen von Thieren und Abbildung des Apparats zum Fixiren des aufgesperrten Maules derselben findet sich in meinem Aufsatze: „Ueber die Beziehung der Kehlkopfnerveu zur Innervation verschiedener Kehlkopfmuskeln". Wöchentliche klinische Zeitung von Prof. Botkin (russisch) 1885.

sich der Beobachter, links von ihm, in der Höhe des rechten Ohres des Hundes die Lichtquelle, endlich zwischen dem Beobachter und dem Maule des Thieres ein auf einem Stativ befestigter gewöhnlicher Stirnreflector, wie man solchen zu laryngoskopischen Zwecken benutzt mit einer Oeffnung in der Mitte, hinter welcher die schnell rotirende Scheibe des Stroboskops sich befand. Letzterer wurde so eingestellt, dass die Oeffnung der Scheibe während der Rotation seitwärts die Reflectoröffnung passirte. Der Beobachter betrachtete sodann hinter dem Stroboskope den gut vom Reflector beleuchteten Kehlkopf und zwar entweder durch die Oeffnung des Reflectors oder seitwärts durch die Oeffnung des Stroboskops. Um den Kehlkopf der Beobachtung zugänglich zu machen, zieht der Assistent die Zunge des Thieres, nachdem er dieselbe mit einer Pincette gefasst, nach vorn und unten heraus, während der Beobachter mit der einen Hand unter Zuhilfenahme einer langen feinen Zange die Basis des Kehlkopfdeckels, nämlich die plica glossoepiglottica media anfasst, dieselbe nach vorn zieht, so den Kehlkopfdeckel nach vorn rückt und den Kehlkopfraum vollständig eröffnet, der nun frei vor den Augen liegt.

Wir wollen nun eine kurze Beschreibung unserer Versuche geben.

Versuch I. Einem grossen Hühnerhunde wurde im Mai 1886 (vier Monate vor dem zu beschreibenden Versuche) der ganze rechte musc. cricothyroid. ant. sorgfältig entfernt (mit einem Messer ausgekratzt). Im August desselben Jahres wurde bei der laryngoskopischen Untersuchung folgendes gefunden: während der Stimmruhe jedoch bei Annäherung der Stimmbänder, wie solches im Moment vor dem Phoniren stattfindet, erschien das rechte Band deutlich länger als das linke[1]). Der rechte Sinus Morgagni war viel deutlicher zu sehen, derselbe erschien viel breiter und klaffender. Während des Singens lag das rechte Stimmband in einer Ebene unter dem linken. Der Hund gab während des Phonirens 3 deutliche Töne des Bassregisters von sich, nämlich: mi, fa und fa-dies.

Bei der stroboskopischen Untersuchung bemerkt man, wenn der Hund den Ton mi hervorbringt, je nach Stärke des Tones, bald alternirende, bald

---

1) Solches spricht für eine beständige tonische Spannung des musikalischen Muskels auch während der Stimmruhe; daher kommt es, dass auch beim Athmen, da der genannte Muskel in Ruhe bleiben müsste, derselbe dennoch das Stimmband etwas länger spannt, wesshalb letzteres länger erscheint, als das Band der gelähmten Seite.

synchronische Schwingungen. Ist der Ton stärker, so drücken, wie es scheint, die kräftigeren Schwingungen des gesunden Stimmbandes bei ihren Bewegungen das gelähmte Band nach unten, während das gesunde sich hebt und umgekehrt. Bei besonders heftigem Phoniren traten jedoch immer synchronische Schwingungen ein (d. h. beide Stimmbänder bewegten sich gleichzeitig bald nach unten, bald nach oben). Aehnliche Erscheinungen wurden unter entsprechenden Bedingungen auch bei andern Hunden wahrgenommen. Dieses Factum kann, wie wir glauben, nur folgendermaassen erklärt werden: bei grosser Anstrengung des Kehlkopfs nämlich, wenn das Thier kräftige Laute von sich giebt, nimmt an der dazu nöthigen Muskelanstrengung einen grossen Antheil auch der musikalische Muskel, selbstverständlich der gesunden Seite, wobei jedoch das Resultat der Thätigkeit dieses Muskels so gross ist, dass derselbe sich in einer verstärkten Annäherung der vorderen Flächen des Schild- und Ringknorpels nicht bloss der gesunden, sondern auch der gelähmten Seite äussert. In Folge dessen entsteht eine Ausgleichung des Spannungsgrades beider Stimmbänder und somit fällt eine der Hauptbedingungen für das Eintreten der alternirenden Schwingungen weg — nämlich die Ungleichmässigkeit in der Spannung der Bänder.

30. September. Beim Athmen erscheint das rechte Stimmband deutlich länger als das linke; bei ruhiger Annäherung beider Stimmbänder, kurz vor dem Phoniren, fällt es auf, dass das rechte Stimmband niedriger als das linke zu liegen kommt. Alles zusammen genommen bildet auffallende charakteristische Merkmale für die Unthätigkeit des rechten vorderen musikalischen Muskels. Während des Singens bemerkt man deutlich alternirende Schwingungen, welche zuweilen, bei plötzlich gesteigertem Geschrei des Thieres (nach Zufügen von Schmerzen), auf einige Augenblicke durch synchronische ersetzt werden. Diese Erscheinung kann wie gesagt dadurch erklärt werden, dass in diesem Falle der nicht gelähmte vordere musikalische Muskel stark gespannt wird und die Seitenfläche des Schildknorpels auf der gelähmten Seite theilweise nach vorn zieht, in Folge dessen das entsprechende Stimmband zeitweilig in demselben Grade wie das gesunde gespannt wird und demgemäss Bedingungen für das Entstehen der synchronischen Schwingungen eintreten.

Versuch II. Am 10. September 1886 wurde bei einem Hofhunde (Hündin) ein 7 cm langes Stück aus dem äusseren Zweige des rechten Oberkehlkopfnerven entfernt.

23. September. Das rechte Stimmband erscheint beim Athmen bedeutend breiter, als das linke. Solches hängt scheinbar davon ab, dass das rechte falsche Stimmband weniger gespannt ist, als das linke und mehr nach aussen rückt, wesshalb das rechte wirkliche Stimmband mehr blosgelegt wird, ebenso der entsprechende Sinus Morgagni, der klaffend erscheint. Bei mittleren Tönen wurden (mit dem Stroboskop) immer alternirende, bei niedrigen dagegen synchronische Schwingungen wahrgenommen. Letzteres kann in der Weise erklärt werden, dass bei niedrigen Tönen die Thätigkeit des musika-

lischen Muskels entweder ganz aufhört (wohl schwerlich?) oder vielmehr bedeutend abnimmt, unter solchen Bedingungen jedoch die Spannung des gesunden Stimmbandes dermaassen abnimmt, dass sein Spannungsgrad demjenigen des gelähmten Stimmbandes sich zu nähern beginnt und somit Bedingungen für synchronische Schwingungen entstehen.

Beim Einstellen des Kehlkopfes zum Singen höherer Töne dehnt sich das rechte Stimmband und wird länger als das linke, wobei auch der rechte Giessbeckenknorpel etwas mehr nach hinten rückt, als der linke.

25. Sept. Bei ruhiger Einstellung der Stimmbänder zum Phoniren wird das frühere Bild erhalten, nämlich das rechte Band wird etwas länger, als das linke, ausserdem erscheint dasselbe auch breiter und schwach concav. Der rechte Sinus Morgagni erscheint weit klaffend.

Beim Singen nimmt der Hund 6 Noten (Töne), si, do, re, mi, fa und fa-dies (des Bassregisters).

Am öftesten bringt der Hund die Töne re, mi und fa hervor, wobei zuweilen alternirende Schwingungen, besonders bei fa und fa-dies (zuweilen auch bei mi) sehr deutlich auftreten. Bei plötzlich stärker werdendem Geschreie (Heulen) des Thieres stellen sich jedoch bald wieder schwindende, synchronische Schwingungen ein. Möglich, dass deren Undeutlichkeit und Unausgeprägtheit daher kam, dass in Folge der in der nächsten Umgebung des musikalischen Muskels ausgeführten Operation letzteres sich noch nicht genügend erholt hatte, sodann aber auch vielleicht in Folge der Schmerzhaftigkeit an der Operationsstelle, daher der Hund, der instinktiv den kranken Kehlkopf schont, sich grösserer Anstrengungen desselben enthält, da letztere die Schmerzempfindung nur steigern könnten.

30. September. Die Stimmbänder erscheinen noch stark geschwellt, saftig und geröthet (catarrhalisch). Bei fa-dies treten gewöhnlich alternirende, zuweilen auch synchronische Schwingungen auf.

Durch diese Versuche wurde festgestellt, das alternirende Schwingungen auch im lebenden Kehlkopfe, gleichwie im künstlichen stattfinden können, dass ferner als Hauptbedingung für das Entstehen derselben, wie es scheint, die ungleiche Spannung beider Stimmbänder zu betrachten ist. Ist letzteres Postulat in der That richtig, so kann diese Thatsache auch umgekehrt bestätigt werden, Schaffen wir nämlich Bedingungen, unter denen der Spannungsgrad beider Stimmbänder wieder ein gleicher wird, so müssen bloss die synchronischen Schwingungen stattfinden, da für das Auftreten der alternirenden keine Möglichkeit mehr vorliegt. Um das soeben Gesagte zu bestätigen bemühten wir uns, die Bedingungen für das normale Functioniren des musikalischen Muskels auch der entgegengesetzten, nicht gelähmten Seite aufzuheben. Solches konnte entweder durch Entfernen des ganzen Muskels, z. B. Aus-

kratzen desselben, wie im ersten Versuche, oder aber durch Zerstörung der motorischen Nerven desselben erreicht werden. Wir wählten in diesem Falle das letztere Verfahren und zwar hauptsächlich desshalb, weil die Function des Kehlkopfs nach letzterer Operation viel eher als nach dem Auskratzen des Muskels sich herstellt. Somit wurde aus dem äusseren Zweige des linken oberen Kehlkopfnerven ein 7 cm langes Stück entfernt.

10. October (zehn Tage später). Die Stimmbänder erscheinen bleich, aber oedematös. Dieselben sind breit, wobei die beiden Sinus Morgagni klaffend erscheinen. Der Hund kann jetzt nur einen niedrigen, brummenden, ziemlich heiseren Ton hervorbringen, der an das niedrigste des Bassregisters erinnert. Mitunter vernimmt man anstatt dieses Tones ein Röcheln, dessen Höhe nicht bestimmt werden kann. Nachdem also die Thätigkeit der beiden musikalischen Muskeln aufgehoben worden und die Stimmbänder die Fähigkeit durch diesen Muskel gespannt zu werden fast [1]) vollständig eingebüsst hatten, wurde die Stimme um $1^1/_2$ Octaven (eigentlich um 12 Töne) niedriger und konnte der Hund anstatt der früheren 3-Töne bloss einen sehr dumpfen Ton hervorbringen.

Beobachtet man unter solchen Umständen den Kehlkopf während des Phonirens, so bemerkt man deutlich auch ohne das Stroboskop mit dem blossen Auge, dass die kurzen dicken und breiten Stimmbänder beim Phoniren sich stark nach oben und aussen hervorwölben, gleich zwei schwach angezogenen Segeln nach oben geworfen werden, darauf wieder hinunterfallen, um gleich darauf wieder in die Höhe gehoben zu werden. Bei der stroboskopischen Untersuchung bemerkte man in diesem Falle sehr deutlich und zwar ausnahmslos die synchronischen Schwingungen — die alternirenden dagegen wurden gar nicht erhalten und zwar desshalb, weil die hierzu nothwendigen Bedingungen (ungleichmässige Spannung der Stimmbänder) nicht mehr Platz hatten.

Aehnliche Erscheinungen wurden an diesem Hunde auch $1^1/_2$ Monate später wahrgenommen.

Alternirende Schwingungen nach Durchschneidung des äusseren

---

1) Wir sagen fast, da ein gewisser, wenn auch sehr schwacher Spannungsgrad der Stimmbänder durch die Mm. crico-arythenoidei postici hervorgebracht werden kann.

Zweiges des oberen Kehlkopfnerven wurden auch in Versuch III, der an einem Hofhunde angestellt wurde, wahrgenommen.

Es scheint uns von Interesse den soeben beschriebenen Thatsachen einen Fall halbseitiger Kehlkopflähmung gegenüberzustellen, den wir vermittelst des Stroboskops am Menschen zu beobachten Gelegenheit hatten. Derselbe ist daher interessant, weil er einen Fall einer halbseitigen Lähmung aller Kehlkopfmuskeln, mit Ausnahme des musikalischen Muskels, betrifft. Diese Lähmung war scheinbar peripheren Ursprungs, wobei die Innervationsfähigkeit der oberen Kehlkopfnerven vollkommen normal blieb[1]).

Im Februar 1886 erschien in unserer klinischen Ambulanz ein Officier M., 31 Jahre alt, der über Heiserkeit klagte. Mitte Januar war derselbe unter Schüttelfrost und hohem Fieber an Schlingbeschwerden erkrankt, wobei jedoch die behandelnden Aerzte die Möglichkeit einer Diphteritis nicht zugaben. Nach Ablauf dieser Krankheit stellten sich bei dem Kranken Heiserkeit und Athmungsbeschwerden während des Gehens ein. Die Untersuchung ergab Folgendes: chronischer granulärer Catarrh der hinteren Rachenwand. Der Kehlkopfeingang erscheint geröthet, die falschen Stimmbänder etwas geschwollen und saftig; die wirklichen Stimmbänder etwas geröthet und saftiger als im Normalzustande. Beim Phoniren erscheint das rechte Stimmband wellenförmig. Beim Athmen bleibt der rechte Giessbeckenknorpel unbeweglich. Es erhellt aus Obenangeführtem, dass wir es mit einer rechtseitigen Kehlkopflähmung zu thun hatten, für deren Ursprung jedoch die Untersuchung des Halses, der inneren Organe und auch des Nervensystems keine Anhaltspunkte lieferte. Beim Phoniren bleibt zwischen den Stimmbändern eine geringe, mehrere Millimeter breite Spalte. Diese Spalte ist nach hinten zu, neben den Erhöhungen der Giessbeckenknorpel etwas breiter. Bei der stroboskopischen Untersuchung stellt sich heraus, dass bei niedrigen Tönen das linke nichtgelähmte Band regelmässige Schwingungen ausführt, während das rechte unbeweglich bleibt. Bei etwas höheren Tönen beginnt

---

1) Indem wir die uns jetzt nicht interessirenden Details bei Seite lassen, nehmen wir der Kürze halber an, dass der äussere Zweig des oberen Kehlkopfnerven den musikalischen Muskel innervirt, während die übrigen durch die unteren Kehlkopfnerven innervirt werden. Siehe meinen Aufsatz: „Ueber die Beziehung der Kehlkopfnerven zur Innervation einzelner Kehlkopfmuskeln."

auch das rechte Band allmählich zu schwingen und zwar synchronisch mit dem linken. Die Schwingungen desselben sind bloss bedeutend schwächer und zwar während das linke (nicht gelähmte) Stimmband in seiner ganzen Masse Schwingungen ausführt, schwingt das rechte bloss in seinem inneren Randtheile. Letzteres hat seinen Grund wahrscheinlich in dem ungenügenden Nachinnenrücken des gelähmten Stimmbandes mittelst des dasselbe in Bewegung versetzenden Luftstromes, und zwar in Folge einer Lähmung des das Stimmband nach innen rückenden Muskels.

Ob in Folge der von uns eingeleiteten Behandlung mittelst percutaner und endolaryngealer Electrisation oder auch von selbst, genug die Erscheinungen der halbseitigen Kehlkopflähmung begannen allmählich abzunehmen, wobei man wahrnehmen konnte (zwei Wochen später), dass nunmehr auch das gelähmte Stimmband bei viel niedrigeren Tönen als früher zu zittern und zu schwingen begann. Dennoch führte das Stimmband der nicht gelähmten Seite viel grössere Bewegungen aus, als das gelähmte und erreichten die Schwingungen des letzteren noch lange nicht die Grösse derjenigen des gesunden Stimmbandes. Besonders deutlich konnten die Schwingungen des gelähmten Bandes bei mittleren Tönen wahrgenommen werden. Bei hohen Tönen führte bloss das gesunde Band Schwingungen aus, während das gelähmte unbeweglich blieb[1]), bei noch höheren Tönen enstand Doppelton.

Leider konnte der weitere Gang der Lähmung nicht verfolgt werden, da wir den Kranken bald aus den Augen verloren.

Diese Beobachtung erscheint insofern lückenhaft, weil es uns in diesem Falle nicht gelungen ist, mit Bestimmtheit das Vorhandensein einer Compression des peripheren Endes des unteren Kehlkopfnerven zu beweisen, letzteres vielmehr nur vermuthet werden konnte. Allein zu Gunsten der beschriebenen Beobachtung und der gelieferten Erklärung derselben spricht das von uns an einem

1) Dieser Satz hat bloss eine relative Bedeutung: möglich, dass auch dieses Band Schwingungen ausführt, dieselben unterscheiden sich jedoch dermaassen von den Schwingungen des gesunden Bandes, dass sie gar nicht mittelst des Stroboskops wahrgenommen werden konnten, indem letzteres für die Schwingungen des gesunden Bandes eingestellt war. Analog jedoch der gewöhnlich stattfindenden Bewegungsabnahme seitens gelähmter Organe muss angenommen werden, dass auch in diesem Falle eine ähnliche Abnahme stattgefunden hatte.

Hunde angestellte Experiment, dem wir ein 6cm langes Stück aus dem linken unteren Kehlkopfnerven entfernten und bei der stroboskopischen Untersuchung ganz analoge Erscheinungen erhielten — nämlich synchronische Schwingungen beider wirklichen Stimmbänder, — wobei sich dieselben bloss durch die Grösse der Schwingungen unterschieden.

Aus sämmtlichen soeben angeführten Thatsachen kann eine einer gewissen practischen Bedeutung nicht entbehrende Folgerung gezogen werden. Bekanntlich erscheint die Diagnose der Paresen und Lähmungen der musikalischen Muskeln sogar mittelst des Laryngoskops öfters überaus schwierig, wobei leichtere Formen derselben nach unserer Ueberzeugung sogar erfahrenen Specialisten öfters entgehen — wir erhalten daher in der stroboskopischen Beobachtung der Stimmbandschwingungen nicht bloss eine wichtige wissenschaftliche Untersuchungsmethode, sondern auch noch ein wichtiges diagnostisches Hilfsmittel in Fällen verschiedener Störungen der motorischen Functionen der Kehlkopfmuskeln. Andererseits kann die Anwendung dieser Untersuchungsmethode Anhaltspunkte auch für die Prognose in Bezug auf den Verlauf und Ausgang eines bestimmten Falles liefern. Wird z. B. mit Hilfe dieser Methode im Verlaufe einer halbseitigen Kehlkopflähmung das Auftreten synchronischer Schwingungen seitens des gelähmten Bandes bei niedrigeren Tönen als vorher wahrgenommen, so können wir über die Heilbarkeit der betreffenden Lähmung oder vielmehr eine Wendung der Krankheit zur Besserung unsere Vermuthung aussprechen.

Indem wir uns nun zu der am Anfange dieses Aufsatzes besprochenen Frage wenden, möchten wir zum Schlusse noch einige Worte hinzufügen.

So möchten wir auf einige Thatsachen hinweisen, die insofern von Interesse sind, als dieselben die von uns früher berührte Frage über die Innervation des musc. crico-thyreoid. ant. (sog. musikalischen) berühren. Indem wir diesen Muskel auf der einen Seite auskratzten oder überhaupt entfernten oder den genannten zu demselben verlaufenden Nerv durchschnitten, erhielten wir ein und denselben auch quantitativen Effect — nämlich Unthätigkeit dieses Muskels. Letztere äusserte sich darin, dass die Spannung des entsprechenden Stimmbandes im Vergleiche mit dem der gesunden Seite beträchtlich abnahm, und beim Phoniren der Thiere alter-

nirende Schwingungen entstanden. Nach Durchschneidung dieses Nerven trat mehr oder weniger bedeutende Atrophie des entsprechenden Muskels ein. Das bestätigt nochmals, wie von uns in einem anderen Aufsatze (l. c.) angegeben, dass der musc. ericothyreoid. ant. durch den äusseren Zweig des oberen Kehlkopfnerven innervirt wird. Nach beiderseitiger Durchschneidung der oberen Kehlkopfnerven (der äusseren Zweige) wird das Spannungsvermögen der Stimmbänder vollständig aufgehoben, wobei die Höhe der Töne um $1^1/_2$ Octaven (12 Noten) sinkt, wie solches in einer bereits beschriebenen Beobachtung angegeben ist.

Eine Vorrichtung zur Farbenmischung, zur Diagnose der Farbenblindheit und zur Untersuchung der Contrasterscheinungen.

Von

Ewald Hering,

Professor der Physiologie an der deutschen Universität Prag.

Mit zwei Holzschnitten.

I. Allgemeine Beschreibung der Methode.

Schon seit längerer Zeit bediene ich mich besonders da, wo es weniger auf genaue Messung der zur Mischung verwendeten Lichter, als auf bequeme Herstellung aller möglichen Farben ankommt, einer Methode, welche meines Wissens früher zu gleichen Zwecken nicht benutzt worden ist. Auch ist sie bisher nur wenigen Fachgenossen bekannt geworden. Sie ist sehr einfach und gestattet eine vielseitige Verwendung bei physiologischen Versuchen und Demonstrationen, wie auch bei der Untersuchung des Lichtsinns zu diagnostischen Zwecken. Da ich in weiteren Mittheilungen mich auf diese Methode zu beziehen habe, will ich sie hier in der Kürze beschreiben.

Im Fensterladen eines Dunkelzimmers mit womöglich schwarzen Wänden befindet sich ein rechteckiger Ausschnitt, durch welchen das Himmelslicht frei einfallen kann. Verdeckt man ihn mit einer farbigen Glastafel, so erscheint z. B. eine kleine in passender Entfernung angebrachte, eigentlich weisse Papierscheibe, vor dem dunklen Hintergrunde in der Farbe des Glases, wenn man sie von der Seite des Fensters her betrachtet. Verdeckt man aber nur einen Theil des Ausschnittes mit diesem Glase, den übrig bleibenden Theil mit einem andersfarbigen derart, dass die beiden Gläser mit ihren abgeschliffenen Rändern dicht zusammenstossen, so erscheint die Papierscheibe in derjenigen Farbe, welche sich aus der Mischung der von beiden Gläsern durchgelassenen Lichter ergiebt. Verschiebt man die Gläser so, dass sie sich in immer anderem Verhältnisse an der Deckung des Ausschnittes betheiligen, so ändert sich in demselben Verhältniss die Mischung der beiden Lichter und entsprechend die Farbe der Papierscheibe. Auf diese Weise kann man die Farbe der Scheibe ganz allmählich verändern und nach einander alle Uebergänge zwischen den Farben der beiden Gläser auf ihr zur Anschauung bringen.

Um die Gläser bequem verschieben zu können, werden dieselben in einem Rahmen befestigt, der mittels einer Schlittenführung über dem Ausschnitte verschoben werden kann. Jedes Glas muss etwas grösser sein, als der Ausschnitt, damit es denselben auch allein zu decken vermag. Hat man ein rothes, ein gelbes, ein grünes und ein blaues Glas von möglichst reiner und satter Farbe, so lassen sich alle Farbentöne des Farbenzirkels auf der Papierscheibe darstellen. So kann man z. B. mittels eines rothen und blauen Glases alle Uebergänge von dem satten gelblichen Roth der bekannten roth überlaufenen Kupfergläser zum reinen Roth und von diesem zu den ins Blaue spielenden rothen Tönen bis zum Violett und Blau herstellen.

Da, wie ich gezeigt habe[1]), der Eine ein noch in's Gelbe stechendes Roth da sieht, wo ein Anderer schon reines (neutrales) oder gar in's Blaue spielendes Roth sieht, so lässt sich diese Verschiedenheit des Farbensinns in der bequemsten Weise feststellen. Ebenso lässt sich durch Combinirung eines gelblichgrünen Glases mit einem blauen für Jeden dasjenige Grün erzeugen, welches ihm

1) Ueber individuelle Verschiedenheiten des Farbensinns. Lotos 1885.

weder deutlich in's Gelbe noch in's Blaue spielt. Selbstverständlich muss man dafür sorgen, dass der Untersuchte nie die Augen gegen die Lichtquelle richtet und nach jeder Beobachtung dieselben hinreichend lange ruhen lässt, um die Wirkungen des successiven Contrastes möglichst auszuschliessen.

Man kann auch zwei gleichgrosse rechtwinklige Ausschnitte nebeneinander im Laden anbringen und jeden mit einem der beiden Gläser verdecken, deren Farben man mischen will. Dann kann man abwechselnd den einen oder andern Ausschnitt ganz oder theilweise verdecken, oder einen grossen verschiebbaren Pappdeckel oder sonstigen Schirm von solcher Grösse anbringen, dass er bei jeder Lage einen ebenso grossen Theil der einen Oeffnung verdeckt, als er von der anderen frei lässt. So erreicht man ganz dasselbe, wie bei der erstgeschilderten Einrichtung.

Je grösser die Ausschnitte sind, desto besser. Doch sind ihrer Grösse, abgesehen von den anderen Umständen, auch dadurch Grenzen gesetzt, dass das Licht jedes Ausschnittes ganz gleichmässig über die Papierfläche verbreitet sein muss, auf welcher man die Farben zur Ansicht bringt. Dazu ist nöthig, dass jede Gerade, die man sich von einem beliebigen Punkte des Papiers zu einem beliebigen Punkte der Ausschnitte gezogen denkt, in ihrer Verlängerung auf den hellen Himmel trifft. Je gleichmässiger dieser beleuchtet ist, desto vollkommner ist der Versuch. Aus diesem Grunde wird man, wenn das Dunkelzimmer sich nicht in einem höheren Stockwerk befindet, oder wenn Häuser, Bäume, Berge etc. den Horizont irgend erheblich überragen, die Ausschnitte im Laden relativ hoch, das zu beleuchtende Papier aber relativ niedrig anbringen müssen, was nur einen kleinen, hier nicht in Betracht kommenden Fehler bedingt. Allerdings könnte man sich im Nothfalle mit matt geschliffenen Glastafeln helfen, aber diese würden, da sie viel weniger Licht durchlassen, eine bedeutende Grösse der Ausschnitte fordern oder die Versuche nur auf die Zeit günstiger Beleuchtung einschränken. Directes Sonnenlicht ist im Allgemeinen nicht zu gebrauchen, weshalb man, wenn das Dunkelzimmer nach Süden läge, dasselbe bei klarem Himmel zu keiner Tageszeit benutzen könnte.

Hat man zwei rechtwinklige Ausschnitte nebeneinander im Laden, befindet sich wieder vor dem einen der oben beschriebene vertikal verschiebbare Rahmen mit zwei farbigen Gläsern, so kann

man vor den anderen Ausschnitt eine mattgeschliffene farblose Glastafel anbringen. Ein horizontal verschiebbarer Schirm sei nun wieder in oben erwähnter Weise so angebracht, dass bei jeder Lage desselben der von ihm freigelassene Theil des einen Ausschnittes ebenso gross ist, wie der von ihm gedeckte Theil des anderen. Wird nun anfangs dieser Schirm so eingestellt, dass er den Ausschnitt, vor welchem sich die farbigen Gläser befinden, ganz frei lässt und den anderen ganz bedeckt, und verschiebt man ihn langsam so, dass ein immer grösserer Theil des anfangs gedeckten Ausschnittes frei wird und farbloses Licht eintreten kann, so mischt sich dasselbe in entsprechend zunehmender Weise auf der weissen Papierscheibe dem farbigen Lichte bei, welches durch den anderen Ausschnitt auf die Scheibe fällt. So kann man jede auf letzterer erscheinende Farbe immer weisslicher machen und schliesslich in reines Weiss überführen. Ebenso lassen sich alle Sättigungsgrade der Farbe dadurch herstellen, dass man nur die farbige oder nur die farblose Glastafel theilweise verdeckt[1]). Es lassen sich also nicht nur alle Farbentöne, sondern auch alle möglichen Sättigungsgrade derselben erzeugen und zwar bei beliebigen Helligkeiten, da ja auch die Grösse der Ausschnitte durch passend vorgeschobene Deckel variirt werden kann.

Eine Verschmälerung der Ausschnitte kann z. B. durch je zwei horizontal verschiebbare coulissenartige Schirme bewirkt werden, welche dicht unter dem vertikal verschiebbaren Rahmen mit den Gläsern liegen. Bequemer als das Einsetzen neuer Gläser in die Rahmen ist das Auswechseln der ganzen Rahmen, in welchen dann die Gläser ein für allemal befestigt werden. Sind wegen der Grösse der Ausschnitte die Rahmen schwer, so können sie mittels einer über Rollen geführten Schnur durch Gewichte äquilibrirt werden. Ein Haken mit federndem Schluss verbindet die Schnur mit dem Rahmen.

Nachdem ich somit das Wesentlichste der Methode mitgetheilt, will ich einige Anwendungen derselben und die dazu nöthigen besonderen Einrichtungen kurz besprechen.

---

1) Wie man die Sättigung ohne wesentliche Aenderung der Helligkeit zu- und abnehmen lassen kann, ist im VI. Abschnitt erörtert.

II. Herstellung von Weiss durch Mischung von zwei oder drei farbigen Lichtern.

In passender Entfernung vom Laden und in passender Höhe wird eine kleine mattweisse und ganz ebene Tafel aufgestellt, die von einem mattschwarzen Träger gehalten wird. Steht sie auf einem Tischchen, so muss dieses ebenfalls mit schwarzem Tuche bedeckt sein; ein grosser mattschwarzer Schirm dient als Hintergrund für die kleine weisse Tafel, die beiläufig 1 dm im Quadrat oder, wenn sie rund ist, im Durchmesser haben soll. Im Laden befinden sich horizontal nebeneinander zwei gleichgrosse Ausschnitte und vor jedem ein in vertikaler Richtung verschiebbarer Rahmen, wie er oben beschrieben wurde.

In den einen Rahmen werden nun z. B. zwei farbige Gläser gelegt, von denen man vermuthen kann, dass sie angenähert oder zufällig genau „complementär" sind, in den zweiten Rahmen legt man einen Pappdeckel, welcher die eine Hälfte des Rahmens füllt, während die andere zunächst leer bleibt, und stellt diesen Rahmen so ein, dass der Pappdeckel den Ausschnitt vollständig verschliesst. Angenommen wir hätten in den ersten Rahmen ein mit Kupfer gefärbtes rothes und ein grünes Glas gelegt, so können wir den Rahmen so einstellen, dass in der Farbe der kleinen beleuchteten Tafel jede Spur von Roth und Grün verschwindet und nur Weiss oder gelbliches Weiss übrig bleibt. Ersteres wird dann der Fall sein, wenn das grüne Glas für sich stark ins Blaue spielt, letzteres dann, wenn es zu wenig ins Blaue oder gar ins Gelbe spielt.

Erscheint wie gewöhnlich kein reines Weiss auf dem Täfelchen, sondern ein Gelbweiss, so legen wir in den zweiten Rahmen neben die Pappe ein blaues Glas und verschieben ihn langsam so, dass das blaue Glas mehr und mehr vor den Ausschnitt tritt, bis das blaue Licht stark genug ist, um das Gelb vollständig zu vernichten. Sollte jetzt statt des Gelb eine Spur von Roth (oder Grün) im Weiss merklich werden, weil das Licht des blauen Glases auch etwas rothwirkend (bezw. grünwirkend) wäre, so genügt eine leichte Verschiebung des ersteren Rahmens zu Gunsten des grünen, bezw. rothen Glases, um das Weiss ganz rein zu machen.

Da neben dem weissen Täfelchen kein anderes Weiss sichtbar ist, so gelingt es auf diese Weise schnell, die zwei oder drei

Lichter so zu mischen, dass das Täfelchen rein weiss erscheint[1]).

Legt man in den einen Rahmen ein gelbes und ein blaues Glas von satter Farbe und stellt, während der andere Ausschnitt wieder verdeckt ist, den Rahmen so ein, dass die Farbe der kleinen Tafel keine Spur von Blau oder Gelb zeigt, so wird dieselbe meist röthlichweiss erscheinen, weil das durch das blaue Glas gegangene Licht neben seiner starken blauen Valenz auch eine schwächere rothe besitzt. Man muss daher in den zweiten Rahmen ein grünes Glas neben den Pappdeckel legen, und dann durch Verschiebung des Rahmens so viel grünwirkendes Licht eintreten lassen, bis das Roth im Weiss des Täfelchens vernichtet ist. Sollte nun wieder eine Spur von Gelb oder Blau im Weiss sichtbar geworden sein, so genügt eine kleine Verschiebung des ersten Rahmens, um dieselbe zu beseitigen. Aus beliebigen drei Lichtern, deren zwei passend gemischt zum dritten complementär sind, kann man auf diese Weise Weiss mischen. Zwei complementär farbige Gläser findet man selten.

Derartige Versuche sind für den Unterricht sehr geeignet, für den Lehrer bequemer und für den Schüler aus leicht ersichtlichen Gründen belehrender als die analogen Versuche mit dem Farbenkreisel.

Sind die Wände und Alles, was im Zimmer ist, nicht schwarz, so leidet die Sättigung der Farbe auf dem Täfelchen durch das überall verbreitete farbige Licht. Will man es unschädlich machen, so betrachtet man das Täfelchen durch eine innen mit schwarzem Tuchpapier ausgekleidete Röhre. Ein solches Papier oder schwarzer Sammt dient auch am besten als Hintergrund für die kleine weisse Tafel oder als Untergrund, auf welchem man an Stelle des Täfelchens ein rundes oder quadratisches Papierplatt ganz eben aufklebt. Am besten ist mattes Kreide- oder Barytpapier. Soll das die kleine weisse Fläche umgebende Gesichtsfeld noch dunkler d. h. möglichst lichtlos sein, so muss man eine Einrichtung treffen, wie sie im nächsten Abschnitt beschrieben ist.

1) Wollte man ein weisses Vergleichslicht haben, so müsste man einen dritten, mit mattem farblosen Glase bedeckten Ausschnitt an passender Stelle anbringen und das Licht desselben auf ein zweites weisses Täfelchen fallen lassen, von dem andern Täfelchen aber durch einen Blendschirm abhalten. In derselben Weise müsste das farbige Licht vom ersten Täfelchen abgeblendet werden.

III. Herstellung kleiner farbiger Flächen auf lichtlosem Grunde zur Untersuchung des successiven Contrastes.

Bei den beschriebenen Versuchen befand sich das kleine mattweisse Feld, auf welchem die Farben erscheinen, zwar vor einem schwarzen Hintergrunde oder auf einem schwarzen Schirme, aber weder jener Hintergrund, noch dieser Schirm waren völlig lichtlos. Auch schwarzes Tuch oder Tuchpapier und schwarzer Sammt verschlucken bekanntlich nicht alles Licht und können daher unter den gegebenen Umständen nicht lichtlos sein. Um nun wenigstens die nächste Umgebung des weissen Papiers fast vollständig lichtlos zu machen, was für viele Versuche wünschenswerth ist, benutze ich folgende Einrichtung.

Ein sehr langer, auf dem Querschnitt quadratischer Kasten, dessen Wände aussen geschwärzt und innen mit schwarzem Tuchpapier oder Sammt überzogen sind, hat in einer der beiden quadratischen Wände ein kreisrundes Loch von beispielsweise 15 cm Durchmesser. Diese Wand ist überdies auch auf der Aussenseite mit schwarzem Tuchpapier oder Sammt bekleidet und lässt sich abheben. Ueber das Loch sind einige sehr feine mattschwarze Drähte gespannt, auf welchen man eine kleine mattweisse Papierscheibe von 3—4 cm Durchmesser befestigt, indem man sie auf die Drähte legt und von hintenher ein feuchtgummirtes Papierstück andrückt. Die Scheibe schwebt dann scheinbar frei in der Mitte des Loches. Der Kasten wird so aufgestellt, dass die Wand mit dem Loche dem Fensterladen zugekehrt ist. Selbst wenn die Scheibe nicht darin schwebt, erscheint das Loch tiefschwarz, seine Umgebung aber (z. B. das Tuchpapier oder der Sammt) nur grauschwarz. Auch ein grosses cylindrisches, mit zwei Deckeln verschlossenes Papprohr, in dessen einem Deckel sich das Loch befindet, benutze ich zur Herstellung einer möglichst lichtlosen Stelle im Gesichtsfelde. In der That ist das Licht, welches aus einem solchen gut geschwärzten Kasten oder Rohr durch das Loch ins Auge des Beobachters zurückkehrt, bei passender Lage des Rohres zur Lichtquelle und passender Stellung des Auges verschwindend gering. Ich benutze daher solche Kasten oder Röhren auch bei der photometrischen Untersuchung weisser, schwarzer oder grauer Papiere (mittels Doppelspath und Nicol, oder auf dem Kreisel),

bei der Messung der weissen Valenz farbiger Papiere, bei Nachbildversuchen etc.

Auf der in dem schwarzen Loche schwebenden Scheibe lassen sich nun in der beschriebenen Weise die verschiedensten Farben erzeugen, ohne dass die Umgebung des Netzhautbildes der Scheibe ebenfalls vom äusseren Licht irgend merklich erregt wird. Man kann daher die Versuche über successiven Contrast in einer viel bequemeren, vielseitigeren und reineren Weise und z. Th. überhaupt nur nach dieser Methode anstellen. Die Möglichkeit, den Farbenton und die Helligkeit der Scheibe jederzeit beliebig zu ändern, und ihrem farbigen Lichte plötzlich beliebige Mengen farblosen Lichtes beizumischen, gestattet eine fast unerschöpfliche Menge von Versuchen.

Will man die Versuche noch reiner haben, so betrachtet man die Scheibe durch eine innen mit schwarzem Tuchpapier ausgekleidete Röhre, deren Länge oder Lichtung so gewählt ist, dass man durch die Röhre nur eben das ganze Loch sehen kann.

Um eine kleine farbige Scheibe auf ziemlich lichtlosem Grunde zu sehen, genügt es übrigens für viele Fälle, eine Röhre, deren Länge der mittleren Sehweite entspricht, so an's Auge zu setzen, dass ihr Rand den Lidern überall dicht anliegt. Am anderen Ende ist die Röhre mit einem Deckel versehen, der eine kleine centrale kreisrunde Oeffnung hat. In der Röhre befindet sich überdies ein Diaphragma, durch welches das Auge nur eben jenes Loch bequem sehen kann, ohne durch die Zerstreuungskreise des Diaphragmarandes Licht zu verlieren. Es ist vortheilhaft, das Diaphragma am Ende einer zweiten Röhre anzubringen, welche in der ersten verschiebbar ist, und diese Röhre an das Auge zu halten. Innen muss Alles mit schwarzem Tuchpapier oder Sammt ausgekleidet sein. Diese Röhre wird nun auf eine weisse Tafel gerichtet, deren Farbe und Helligkeit in der beschriebenen Weise variirt werden kann.

IV. Herstellung von Verwechslungsgleichungen für Farbenblinde.

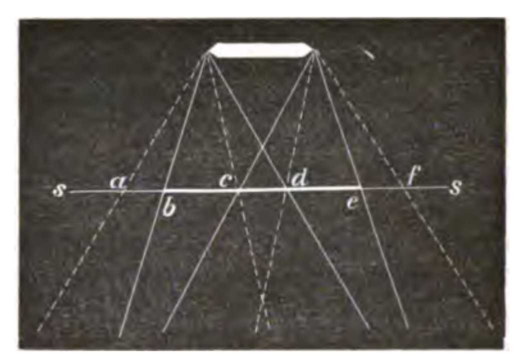
Die Gleichungen, um welche es sich bei der Diagnose der Rothgrünblindheit hauptsächlich handelt, sind folgende: 1) zwischen einem gesättigten Roth und einem Grau oder Weiss, 2) zwischen einem gesättigten Grün und einem Grau oder Weiss, 3) zwischen

einem gesättigten Roth und einem Grün, 4) zwischen einem gesättigten Grün und einem Roth. Schon eine und insbesondere die erste dieser Gleichungen genügt zur Diagnose. Denn wenn der Farbenblinde ein gesättigtes rothes Licht mit farblosem verwechselt, so muss er nothwendig auch ein bestimmtes grünes Licht mit farblosem und endlich auch bei passendem Intensitätsverhältniss jenes rothe und grüne Licht untereinander verwechseln.

In den angeführten Gleichungen muss wie gesagt die eine Farbe eine gesättigte sein, sonst beweisen sie zwar, dass bei dem Untersuchten der Rothgrünsinn bis zu einem entsprechenden Grade geschwächt ist, nicht aber, dass er vollständig fehlt. Man muss also die gesättigtesten Farben benützen, die man haben kann. Ausser den Spectralfarben sind die Farben farbiger Gläser die besten. Die beiden Farbenfelder der Gleichung sollen ferner unmittelbar aneinander grenzen und nicht durch eine dritte Farbe, auch nicht durch einen schwarzen Strich oder Zwischenraum getrennt sein. Endlich müssen beide Felder hinreichend gross sein, weil das Verkennen der Farbe allzu kleiner Felder, auch wenn die eine Farbe eine gesättigte ist, keinen Beweis für Farbenblindheit giebt, und zwar um so weniger, je geringer die Helligkeit ist.

Die beste Gleichung ist die zwischen einem rothen Lichte und dem Tageslichte, welches man weiss zu nennen pflegt, auch wenn es dies nicht in strengem Sinne ist. Diese Gleichung ist der zwischen Grün und Weiss vorzuziehen, weil sich die rothen Farben, um die es sich hier handelt, mit grösserer Sättigung herstellen lassen, als die grünen. Dies hat seinen wesentlichen Grund darin, dass schon die grünen Lichter des Spectrums weisslicher sind als die rothen. Dazu kommt hier noch der zufällige Umstand, dass die üblichen rothen Gläser nur die Lichter des langwelligen Endstückes des Spectrums durchlassen, die grünen aber einen grossen Theil des Spectrums. Die Herstellung der passenden Gleichungen geschieht in folgender Weise: Im Fensterladen befinden sich zwei vertikale schmale, möglichst lange und parallelstehende rechtwinklige Ausschnitte, gleichsam Spalte, welche das Himmelslicht einfallen lassen, und vor welchen sich entsprechend gestaltete und in der Längsrichtung der Ausschnitte verschiebbare Rahmen zur Aufnahme der Gläser befinden, welche Rahmen doppelt so lang sind, als die Ausschnitte. In einiger Entfernung vom Fensterladen sei eine geschwärzte vertikale Latte von etwa 6 cm

Durchmesser aufgestellt. Dieselbe wirft zwei Schatten in's Zimmer, wie diese Fig. 1 im Durchschnitte rein schematisch darstellt. An



Figur 1.

jeden der beiden Kernschatten schliesst sich jederseits ein Halbschatten an. Die Linie *ss* entspreche dem horizontalen Durchschnitte eines hier aufgestellten Schirmes, der parallel mit der Fläche des Fensterladens steht. Die Strecken *bc* und *de* liegen je in einem Kernschatten, die Strecke *ab* im Halbschatten des rechten Ausschnitts, die Strecke *ef* im Halbschatten des linken und die Strecke *cd* befindet sich in den Halbschatten beider Ausschnitte zugleich. Die Dunkelheit des Halbschattens vom linken Ausschnitte nimmt auf dieser Strecke von *c* nach *d* hin geradlinig ab, die Dunkelheit des Halbschattens vom rechten Ausschnitte in umgekehrter Richtung. Die Folge ist, dass wenn beide Ausschnitte ganz gleichviel farbloses Licht einfallen lassen, die ganze Strecke von *b* bis *e* überall gleichviel Licht empfängt. Von *b* nach *a* und von *e* nach *f* hin wächst dann die Menge des auffallenden Lichtes wieder geradlinig, um dann weiterhin beiderseits in die volle Helligkeit überzugehen, die doppelt so gross ist, wie die der Strecke *be*, welche letztere wir im Folgenden allein benützen. Ich sehe hier überall ab von den kleinen Fehlern, welche dadurch bedingt sind, dass die Entfernung zwischen den Ausschnitten und dem Schirme eigentlich nicht gross genug ist, um die Entfernungsunterschiede der einzelnen Theile des Schirmes von einem Ausschnitte ganz vernachlässigen zu dürfen. Praktisch kommt dies jedoch für das Folgende nicht in Betracht.

Es wird nun ein kleiner viereckiger weisser und ganz ebener

Schirm von solcher Grösse vertikal aufgestellt, dass er gerade in die Strecke *bc* zu stehen kommt. Er befindet sich dann in den beiden Kernschatten und wird, wenn beide Ausschnitte gleiches und gleichviel Licht einfallen lassen, ganz gleichmässig beleuchtet erscheinen. Dieser kleine Schirm steht entweder vor einem schwarzen Hintergrunde, oder ist auf einem grossen vertikalen mattschwarzen Schirm befestigt[1]).

Nachdem der kleine Schirm und der schattenwerfende Stab passend aufgestellt sind, wird in den einen Rahmen ein gesättigt rothes (mit Kupfer gefärbtes) und ein gesättigt blaues Glas so gelegt, dass das eine die obere, das andere die untere Hälfte des langen schmalen Rahmens einnimmt, wie im II. Abschnitte beschrieben wurde. Im anderen Rahmen befinden sich wieder ein mattgeschliffenes farbloses Glas und eine Papptafel.

Sind die Rahmen so eingestellt, dass vor dem einen Ausschnitte das ganze rothe, vor dem anderen das ganze farblose Glas liegt, so empfängt der Schirm auf der einen Seite ausschliesslich rothes, auf der anderen ausschliesslich „weisses“ Tageslicht, während in der Mitte beide gemischt sind. Durch Verschieben des Schirms mit der Papptafel wird letztere soweit vor den bezüglichen Ausschnitt geschoben, bis die Helligkeit des rothen und des objectiv „weissen“ Theiles des Schirmes uns ungefähr gleich erscheint. Den letzteren sehen wir im Contraste grün.

Abgesehen von einem Helligkeitsunterschiede erscheinen einem Rothgrünblinden die Schatten jetzt von verschiedener Farbe; denn das eingestellte gelbliche Roth des Kupferglases ist nicht dasjenige, welches er mit Grau verwechselt. Es gilt nun, das gelbliche Roth durch Zusatz von Blau in jenes Roth überzuführen, welches ihm ebenso erscheint, wie ein für ihn gleichhelles Weiss. Zu diesem Zwecke wird durch Verschieben des einen Rahmens die passende Menge blauen Lichtes dem rothen beigemischt und

---

1) Ein Beispiel ist folgendes: Spalthöhe 50 cm, Spaltbreite 10 cm, gegenseitiger Abstand der Spalte 42 cm, Abstand des Schirmes vom Fensterladen 150 cm, Breite der Latte 6 cm, Abstand derselben vom Schirme 19 cm, Breite des kleinen weissen Schirmes 13 cm. Die Strecke *cd* (Fig. 1) der beiden Halbschatten ist dabei im Vergleich zu den Kernschatten viel kleiner als in der Figur, und die Latte steht so weit vom Schirme ab, dass viele Personen zugleich beobachten können.

durch passende Einstellung des anderen Rahmens der für uns grünlichen Hälfte des Schirmes die passende Helligkeit gegeben. Ist der Untersuchte wirklich rothgrünblind („roth-“ oder „grünblind“), so ist diese Einstellung stets möglich, und derselbe sieht dann beide Hälften des Schirmes ganz gleich, d. h. eine in allen Theilen ganz gleichartig erscheinende Fläche. Wie er die gleichmässige Farbe des ganzen Schirmes benennt, ist dabei gleichgültig.

Die verschiedenen rothen Farbentöne, welche verschiedene Rothgrünblinde mit Weiss oder Grau verwechseln, machen nur einen kleinen Theil des Farbenzirkels aus und liegen zwischen der Farbe des spectralen Roth und Blauroth. Die mit Kupfer gefärbten rothen Gläser geben dem durchfallenden Lichte eine spectralrothe Farbe. Deshalb thut man gut, zunächst letztere Farbe einzustellen d. h. ausschliesslich das rothe Glas vor den Ausschnitt zu schieben und sodann die Menge des farblosen Lichtes so zu regeln, dass dem Untersuchten die beiden Hälften des Schirms ungefähr gleich hell erscheinen. Ist hierbei die objectiv farblose, uns selbst aber infolge des Contrastes grün erscheinende Hälfte für uns viel dunkler als die rothe, so wissen wir schon, dass wir es mit einem „Rothblinden“ (einem relativ blausichtigen Rothgrünblinden) zu thun haben. Ist dagegen die für uns grüne Hälfte beiläufig ebenso hell oder gar heller als die rothe, so haben wir einen Grünblinden (relativ gelbsichtigen Rothgrünblinden) vor uns.

Angenommen, der Untersuchte gehört zur erstgenannten Gruppe, so schieben wir nun vorsichtig etwas Blau vor den Ausschnitt, wodurch für den Farbenblinden die beiden Hälften in der Farbe ähnlicher werden, die für uns rothe aber für ihn heller wird als die andere. Deshalb vermehren wir die Menge des farblosen Lichtes soweit, bis ihm beide Hälften wieder gleich hell erscheinen. So fahren wir fort, bis die scheinbare Gleichheit beider Schirmhälften für den Farbenblinden hergestellt ist. Der Untersuchte braucht im Grunde nur darüber Auskunft zu geben, ob die Farben durch die von uns bewirkte Veränderung einander ähnlicher werden oder nicht; daraus erkennen wir, ob wir richtig verfahren oder nicht.

Beim Verschieben des Rahmens kommt es sehr leicht vor, dass man das angestrebte Ziel überschreitet und z. B. zu viel Blau zusetzt. Dies verräth sich meist schon dadurch, dass der Farbenblinde die beiden Farben jetzt anders benennt, als zuvor. Uebrigens aber ersieht man es sofort daraus, dass wenn man die Ver-

schiebung des Rahmens in derselben Richtung fortsetzt, die beiden Farben für den Untersuchten nicht ähnlicher, sondern wieder unähnlicher werden.

Gehört der Farbenblinde zu den sogenannten Grünblinden (relativ gelbsichtigen Rothgrünblinden), so muss man dem rothen Lichte viel mehr blaues zumischen. Da diese Art der Farbenblindheit sich ebenfalls schon beim ersten Beginn der Untersuchung in der oben angegebenen Weise verräth, so wird man anfangs mit der Zumischung von Blau rascher vorgehen dürfen, im Uebrigen aber ganz analog verfahren wie bei „Rothblinden".

Hat man auch nur einige Rothgrünblinde in dieser Weise untersucht, so weiss man schon aus der Menge des farblosen Lichtes, die man nöthig hat, um die objectiv farblose Schirmhälfte mit der ausschliesslich durch das rothe Glas beleuchteten Hälfte für den Untersuchten ungefähr gleich hell zu machen, wie viel Blau man ungefähr dem Roth zuzusetzen hat.

Bei einiger Uebung erfordert die Herstellung der Gleichung nur wenige Minuten, falls nur der Untersuchte einigermaassen intelligent und wirklich rothgrünblind ist. Die Gewissenhaftigkeit des Untersuchten bei seinen Angaben erkennt man bei nochmaliger Herstellung der Gleichung daraus, dass dann die beiden Rahmen, die er gar nicht sieht, wieder genau oder sehr angenähert dieselbe Lage vor den Ausschnitten haben, weshalb es zweckmässig ist, den Rahmen und den Rand des Ausschnittes mit Scala und Index zu versehen.

Nicht unzweckmässig ist es übrigens, den Untersuchten zu befragen, welche von beiden Hälften ihm blau oder bläulich erscheint, oder falls ihm beide Hälften blau erscheinen, was bei Rothblinden vorkommt[1]), welche Hälfte deutlicher oder schöner blau ist. Erscheint ihm die für uns rothe Hälfte blau (oder blauer als die andere), so muss man das blaue Licht vermindern, erscheint die andere Hälfte blau (oder blauer), so muss man es vermehren. Besonders wesentlich aber ist es, nach jeder Verschiebung der farbigen Gläser immer wieder durch passende Verschiebung des anderen Rahmens die angenäherte gleiche Helligkeit der beiden Hälften für den Farbenblinden herzustellen, und die Untersuchung

1) Vergl. hierüber meine Abhandl. über individuelle Verschiedenheiten des Farbensinns. Lotos 1885.

nicht eher abzuschliessen, als bis ihm beide Hälften in jeder Beziehung ganz gleich erscheinen, sowohl in der Farbe als auch in der Helligkeit.

In ganz ähnlicher Weise kann man eine Gleichung zwischen einem grünen Lichte und dem Tageslichte herstellen. Man wählt ein grünes Glas, welches eine satte Farbe hat, aber nicht zu dunkel ist und nicht im Mindesten in's Blaue spielt. Dieses wird für das rothe eingesetzt. Für den „Rothblinden" hat das von diesem Glase durchgelassene sehr zusammengesetzte Licht im Vergleich zum Tageslichte noch viel zu viel gelbe Valenz und man muss also dem grünen so lange blaues Licht zusetzen, bis die Gleichung möglich wird. Für einen relativ gelbsichtigen Rothgrünblinden genügt ein sehr geringer Zusatz von Blau, beziehungsweise ist, je nach der Farbe des grünen Glases, zufällig gar kein blaues Licht oder sogar etwas gelbes Licht nöthig, welchenfalls man das blaue Glas mit einem gelben vertauschen muss. Hat das grüne Glas schon von vornherein einen leichten Stich ins Gelbe, so wird dies nie nothwendig [1]).

Während es also sehr leicht ist, wirkliche Rothgrünblindheit auf diese Art nachzuweisen, kommt man bei denen, welchen die rothe und grüne Empfindung nicht vollständig fehlt, auf die beschriebene Weise nie zum Ziele, weil die starke Sättigung der rothen Schirmhälfte dem Untersuchten die Wahrnehmung des Roth noch möglich macht. Dieser Fall tritt besonders bei erworbenen Störungen des Farbensinns leicht ein. Wie man solche Fälle mit Hilfe ganz analoger Vorrichtungen untersuchen kann, wird bei anderer Gelegenheit zu erörtern sein.

Gerade in Bezug auf diese Fälle ist es von grosser Wichtigkeit, dass bei der hier beschriebenen Methode dem Untersuchten zwei relativ grosse Flächen zur Vergleichung dargeboten werden. Denn es kommt (ganz abgesehen von dem Falle eines „centralen Farbenskotoms") vor, dass die Farben kleiner Flächen, wie sie meist zur Untersuchung verwandt worden sind, verkannt und verwechselt werden, gleichwohl aber dieselben Farben noch unterschieden werden, wenn sie über eine grössere Fläche ausgebreitet sind. So-

---

1) Eine Erklärung der hier angeführten Verschiedenheiten zwischen den blau- und den gelbsichtigen Rothgrünblinden habe ich in der eben angeführten Abhandlung gegeben.

genannte Verwechselungsfarben, welche dem Kranken auf kleinen Flächen dargeboten werden, würden in solchen Fällen zur irrigen Diagnose der Farbenblindheit führen.

Besonders empfehlenswerth finde ich die beschriebene Methode für den klinischen Unterricht, vorausgesetzt, dass der Lehrer bereits die nöthige Uebung hat. Der Schüler sieht die Gleichung entstehen, bemerkt, worauf es eigentlich ankommt, und verliert dabei nicht so viel Zeit, wie bei der Benützung des Farbenkreisels. Auch wird wohl kein Kliniker, dem es im gegebenen Falle um exakte Feststellung der besonderen Art der Farbenblindheit zu thun ist, die Methode wieder aufgeben, wenn er sich einmal mit derselben vertraut gemacht hat. Annähernd gleiche Art des Himmelslichtes und immer dieselben Gläser vorausgesetzt, giebt sie durch die messbare Menge der zur Gleichung nöthigen rothen, blauen und weissen Lichtflächen sogar Zahlenwerthe, welche, rein praktisch genommen, genügend genau sind. Auch die am Farbenkreisel gewonnenen Zahlenwerthe sind abhängig von der Art der Beleuchtung, ganz abgesehen davon, dass farbige Papiere nicht wie farbige Gläser unveränderlich sind. Gilt es nur zu untersuchen, ob der Farbensinn eines Menschen so weit gestört ist, dass derselbe für gewisse Berufsarten unbrauchbar ist, so ist eine wissenschaftliche Untersuchung überhaupt nicht nöthig. Hierzu genügt ein Vorrath von grauen und farbigen Papieren oder Stoffen; nur darf man keine zu kleinen Schnitzel oder gar bloss farbige Fäden benützen, sonst wird man jede über ein gewisses Maass hinausgehende Schwäche des Farbensinns für Farbenblindheit halten. Die hier beschriebene Methode darf nicht verwechselt werden mit der Untersuchung Farbenblinder mittels der farbigen Schatten, wie sie Stilling vorschlug. Bei dieser wird der Untersuchte nach der Farbe der Schatten gefragt und auf Grund seiner Antworten die Diagnose gemacht. Bei meiner Methode handelt es sich lediglich um die Herstellung einer Farbengleichung für den Farbenblinden, wobei die eine Seite der Gleichung nicht nothwendig weiss zu sein braucht. Man kann vielmehr unendlich viele Gleichungen zwischen den verschiedensten Farben herstellen. Ich habe nur diejenigen beiden Gleichungen besonders besprochen, welche am bequemsten herzustellen sind und auch eine sichere Diagnose gestatten. Solange die Gleichung noch nicht fertig ist, kommt es gar nicht selten vor, dass der Untersuchte die

objectiv rothe Hälfte als roth und die objectiv farblose als grün bezeichnet, und doch kann er vollständig rothgrünblind sein.

V. Untersuchung und Demonstration des simultanen Contrastes.

Erste Methode. Vortrefflich eignet sich die im vorigen Abschnitte benutzte Einrichtung auch zu den Versuchen über Farbencontraste. Stellt man in passender Entfernung vom Fenster einen grösseren weissen vertikalen Schirm auf und vor ihm einen vertikalen Stab, und befindet sich vor dem einen spaltförmigen Ausschnitte farbiges, vor dem andern farbloses Glas, so entstehen auf dem Schirme zwei parallele Schatten des Stabes, die je nach der Entfernung zwischen Stab und Schirm in mehr oder minder grossem gegenseitigen Abstande auf dem Schirme liegen. Der eine erscheint in der gesättigten Farbe des farbigen Glases, der andere mehr oder weniger genau in der Gegenfarbe. Durch Verschieben des Rahmens mit dem farblosen Glase regelt man nun den Zutritt des farblosen Lichtes so weit, bis die Farbe des durch Contrast gefärbten, objectiv farblosen Schattens die grösstmöglichste Sättigung erlangt, was eben nur bei einer bestimmten Helligkeit desselben möglich ist.

Man hat hier also den Versuch mit den farbigen Schatten, aber in höchster Vollkommenheit. Der durch Contrast gefärbte Schatten zeigt dabei eine Farbe, die an Schönheit und Sättigung der Farbe des objectiv gefärbten meist gleichkommt oder dieselbe sogar übertrifft. Der Unkundige weiss auf Befragen nicht anzugeben, welche Farbe die objectiv, welche die nur subjectiv gegebene ist, und auch der Kundige, der den Versuch in dieser Form noch nicht angestellt hat, ist überrascht von der Schönheit der Contrastfarbe. Die Vorzüge dieser Methode zur Erzeugung farbiger Schatten von den üblichen liegen im Folgenden:

1) Beide Schatten sind nicht nur gleich breit, sondern auch gleich scharf begrenzt, da beide Ausschnitte gleich breit sind, und die Spaltform bei gleicher Grösse der leuchtenden Fläche viel schmälere Halbschatten giebt, als jede andere Form der Ausschnitte.

2) Da sich die Menge des auf den Schirm fallenden farblosen Lichtes sehr bequem in messbarer Weise regeln lässt, so kann

man sofort diejenige Helligkeit desselben herbeiführen, bei welcher die Contrastfarbe am schönsten hervortritt.

3) Da man der satten Farbe des objectiv gefärbten Schattens nacheinander jeden beliebigen Farbenton geben und dieselbe den ganzen Farbenkreis durchlaufen lassen kann, so kann man also auch der subjectiven Farbe des anderen Schattens alle möglichen Farbentöne geben und nacheinander alle überhaupt möglichen Paare von Gegenfarben unmittelbar nebeneinander zur Ansicht bringen. Warum dabei die eine Farbe eines solchen Paares nicht nothwendig die genaue Gegenfarbe der anderen sein muss, wird bei anderer Gelegenheit ausführlich zu erörtern sein.

Die hier beschriebenen Contrasterscheinungen sind ganz unvergleichlich schöner als die, welche man nach den meisten anderen Methoden, z. B. nach der Meyer'schen Methode oder mit dem Farbenkreisel erhält; nur der sogenannte Spiegelcontrastversuch giebt unter günstigen Umständen Contrastfarben, welche den hier beschriebenen an Sättigung näher kommen.

Die subjective Farbe entsteht bei den hier beschriebenen Versuchen theils durch simultanen, theils durch successiven Contrast. Will man den letzteren ausschliessen, so lässt man z. B. von einem Gehilfen die Rahmen auf die gewünschte Farbe und die zur möglichsten Schönheit der Contrastfarbe nöthige Menge des farblosen Lichts einstellen, dann aber die farbigen Gläser vorerst mit einem Schirme verdecken. In der Mitte der Stelle, auf welche der subjectiv gefärbte Schatten fällt, wird eine schwarze Marke gemacht. Nachdem man dann ins Dunkelzimmer eingetreten ist, wird, während man die Marke fest fixirt, der Schirm schnell entfernt. Sofort zeigt sich der farbige Schatten, und wenn auch seine ausschliesslich durch simultanen Contrast entstandene Farbe nicht so gesättigt erscheint, wie wenn man das Auge hin- und herschweifen und daher den successiven Contrast mitwirken lässt, so ist sie doch auffallend genug. Man soll zu diesem Versuche die Schatten mit einem dünnen Stabe erzeugen, damit sie nicht zu breit werden. Schmale Schatten erscheinen unter sonst gleichen Umständen nach einem bekannten Gesetze des Simultancontrastes satter gefärbt als breite.

Die eben beschriebenen Versuche zeigen uns, um einen Ausdruck von Helmholtz zu gebrauchen, Contrasterscheinungen bei unbegrenztem inducirenden Felde, sofern nicht die Wände und

Alles, was sich im Zimmer befindet, schwarz angestrichen ist. Nicht bloss der Schirm, auf welchem das inducirte Feld, d. i. der contrastfarbige Schatten, liegt, wird von farbigem Lichte beleuchtet, sondern auch das ganze Zimmer. Will man den Versuch bei begrenztem inducirenden Felde machen, so benützt man ein kleines weisses Rechteck auf schwarzem oder lichtlosem (s. o.) Grunde, stellt dasselbe in möglichster Nähe vom Fensterladen auf und verschmälert die langen Ausschnitte durch die erwähnten Coulissen oder durch passend vorgelegte Papp- oder Blechstreifen. Durch diese Verschmälerung werden die Halbschatten schmäler und die beiden verschiedenfarbigen Schatten des Stabes, welche jetzt dicht neben einander auf dem weissen Rechteck erscheinen sollen, sind schärfer von einander abgegrenzt. Das kleine Rechteck darf nicht breiter sein, als die beiden Schatten zusammen genommen, welch letztere hier nicht zu schmal sein dürfen, sonst wird das Gebiet der Halbschatten zu gross im Vergleich zu den beiden Kernschatten. Die grössere Nähe der Ausschnitte ermöglicht trotz ihrer jetzt geringeren Breite die nöthige Helligkeit. Das kleine Rechteck betrachtet man durch eine innen mit schwarzem Tuchpapier ausgekleidete Röhre. Das inducirende Feld ist dann ebenso klein wie das inducirte und besteht nur aus der objectiv gefärbten Hälfte des kleinen Schirmes. Auch diesen Versuch kann man ohne oder mit Ausschluss des successiven Contrastes anstellen. Die Contrastfarbe ist bei dieser Art von Versuchen minder gesättigt, als bei unbegrenzt inducirendem Felde, wie dies auch die physiologische Theorie des Simultancontrastes fordert.

Die beschriebene Methode, die sich in mannigfaltiger Weise variiren lässt, gestattet nun auch, gewisse Gesetze der Contrastwirkungen, über welche noch so vielfache irrige Ansichten bestehen, bequem festzustellen. Hier sei nur die Angabe von Helmholtz berücksichtigt, dass die simultanen Contrastfarben „sich gerade bei schwachen Farbenunterschieden des inducirenden und inducirten Feldes am deutlichsten zeigen“[1], und dass „die Contrastfarbe in voller Intensität schon durch eine sehr kleine Intensität der inducirenden Farbe hervorgerufen, und durch Steigerung der letzteren nicht oder wenig verstärkt wird“[2]. Die Unrichtig-

1) Physiol. Optik S. 392.

2) ebenda S. 415.

keit dieser Ansicht lässt sich in schlagender Weise durch folgende Versuche darthun.

Man setzt in die eine Hälfte des einen Rahmens ein farbiges, z. B. rothes Glas und stellt ihn so ein, dass das Glas den Ausschnitt vollständig deckt. In die eine Hälfte des zweiten Rahmens wird eine undurchsichtige Pappe und in seine andere Hälfte ein matt geschliffenes farbloses Glas gesetzt, und der Rahmen zunächst so eingestellt, dass das ganze Glas vor den Ausschnitt zu liegen kommt. Ein schmälerer vertikaler Stab wird vor dem grossen weissen Schirme so aufgestellt, dass seine beiden Schatten dicht neben einander liegen. Dabei ist nun der objectiv farblose Schatten viel zu hell, und deshalb die Contrastfarbe nur sehr schwach sichtbar. Nun legt man über die farblose Glasplatte eine zweite und zwischen beide so viel gleich grosse Blätter von dünnem Briefpapier oder von Pausleinwand, als nöthig sind, um die Contrastfarbe in möglichster Sättigung erscheinen zu lassen. Zwei dem obengenannten ganz gleiche farblose mattgeschliffene Gläser und eben so viel Blätter des Papiers oder der Pausleinwand werden ferner in die noch offene Hälfte des ersterwähnten Rahmens gelegt und derselbe jetzt so eingestellt, dass nur diese Hälfte den Ausschnitt ausschliesslich deckt. Ist Alles sorgfältig gemacht und der Himmel gleichmässig hell, so sieht man die beiden jetzt farblosen Schatten in einen einzigen doppeltbreiten und beiderseits gleich hellen zusammenfliessen. Hat man einen doppelten Satz neutralgrauer Gläser, so setzt man statt der Papiere oder Leinwandblätter die passenden grauen Gläser in die Rahmen ein [1]).

Verschiebt man nun den Rahmen mit dem farbigen Glase so, dass allmählich ein immer grösserer Theil desselben vor den Aus-

---

1) Hat man nur einen Satz grauer Gläser, so legt man, während vor dem Ausschnitt L nur rothes Glas liegt, zunächst dasjenige graue Glas vor die farblose Glasplatte des Ausschnittes R, durch welches das Optimum der Helligkeit des objectiv farblosen Schattens und damit die grösste Sättigung seiner Contrastfarbe erzielt wird. Hierauf nimmt man dieses graue Glas aus den Rahmen, legt es vor die farblose Glasplatte des Ausschnittes L und stellt den Rahmen so ein, dass nur diese beiden Gläser vor dem Ausschnitte L liegen. Endlich regelt man durch Vorschieben der Pappe den Lichtzutritt im Ausschnitte R so, dass beide jetzt farblose Schatten gleich hell erscheinen. Hierauf kann der Versuch weiter in oben beschriebener Weise angestellt werden.

schnitt tritt, so färbt sich die eine Hälfte des Doppelschattens, d. i. also der objectiv farblos bleibende Schatten, zunächst äusserst schwach grün, wird aber grüner und grüner, ein je grösserer Theil des rothen Glases vor den Ausschnitt tritt, bis endlich wieder der Ausschnitt ausschliesslich vom farbigen Glase bedeckt ist, und der subjectiv gefärbte Schatten wieder dasselbe schöne und satte Grün zeigt, wie zu Anfang.

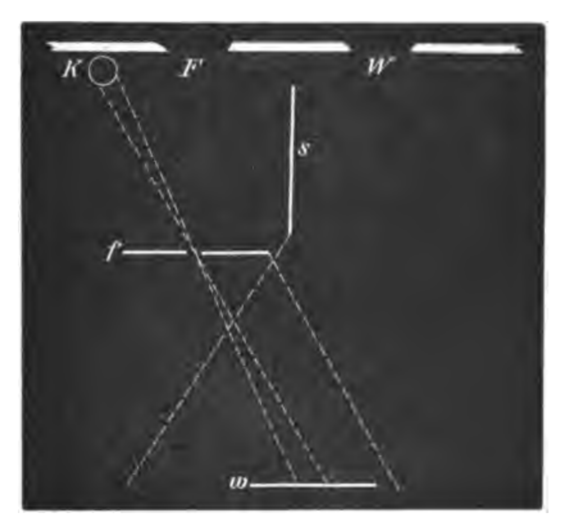
Um bei diesem Versuche den successiven Contrast ganz auszuschliessen, macht man, so lange noch nur farbloses Licht durch die Ausschnitte einfällt, eine Marke auf die Mitte desjenigen Schattens, der sich durch Contrast färben soll. Diese Marke fixirt man und lässt nun das farbige Glas nicht allzu langsam vor den einen Ausschnitt schieben. Auch hier sieht man deutlich die mit der Sättigung der objectiven (inducirenden) Farbe wachsende Sättigung der subjectiven Farbe.

Auch diesen Versuch kann man mit oder ohne Ausschluss des successiven Contrastes bei begrenztem inducirenden Felde wiederholen, indem man das vorhin erwähnte kleine, weisse Rechteck benutzt, das nicht breiter ist als der Doppelschatten und auf schwarzem Grunde erscheint. Man bringt das Rechteck den jetzt schmäler gemachten Ausschnitten näher und wählt einen breiteren schattenwerfenden Stab.

Das Rechteck betrachtet man wieder durch die innen mattschwarze Röhre. Das inducirende Feld wird hier nur von der objectiv gefärbten Hälfte des kleinen Schirmes gebildet, und man kann wieder allmählich die Sättigung der „inducirenden“ Farbe von Null bis zu dem möglichen Maximum anwachsen lassen.

Zweite Methode. Diese Methode benützt ein grosses inducirendes Feld und bietet den Vortheil, dass dem farbigen Lichte desselben nicht, wie bei der vorigen, weisses Licht beigemischt ist, aber den Nachtheil, dass nicht mehrere Personen zugleich beobachten können. Zwei vertikale, quadratische Schirme sind auf Ständern befestigt und so aufgestellt, dass der eine (*f* Fig. 2) nur von der farbigen (*F*), der andere (*w*) nur von der weissen Lichtquelle (*W*) beleuchtet wird. Der erstere Schirm hat in der Mitte ein rundes Loch von etwa 15 mm Durchmesser, durch welches der Beobachter, dessen Kopf sich an der Stelle *K* befinden möge, das vom hintern Schirme (*w*) kommende Licht sieht. Infolge dessen erscheint das Loch des vorderen Schirmes hell. Jedes Auge

des Beobachters empfängt dabei Licht von einer anderen Stelle des Schirmes *w* und es muss deshalb dieser Schirm so beleuchtet



Figur 2.

sein, dass beide Augen gleich helles Licht von ihm erhalten, sonst scheint das Loch zu glänzen. Auch darf durch das Loch des vorderen Schirms kein Licht von der farbigen Lichtquelle *F* zum Schirm *w* gelangen können, und von der Lichtquelle *W* kein Licht zum Schirme. Die inducirende Farbe des Schirmes lässt das von farblosem Lichte erleuchtete Loch in der Gegenfarbe erscheinen, und zwar ist letztere bei passender Helligkeit des Schirmes *w* gesättigter als die inducirende, welche infolge ihrer grossen Ausbreitung und der chromatischen Adaptation des Auges an Sättigung verliert. Man kann nun auch hier jeden beliebigen Farbenton auf dem vorderen Schirme erzeugen und entsprechend jeden beliebigen Gegenfarbenton an der Stelle des Loches. Man kann ferner den Einfluss der Helligkeit des farblosen Feldes auf die Sättigung der Contrastfarbe in bequemster Weise untersuchen, indem man die durch den Ausschnitt *W* einfallende und den Schirm *w* beleuchtende Lichtmenge vermehrt oder vermindert. Endlich kann man auch die Sättigung der Farbe des Schirmes *f* ganz in derselben Weise, wie es S. 137 beschrieben wurde, variiren und sich überzeugen, dass mit wachsender Sättigung der inducirenden

Farbe auch die Contrastfarbe schöner und gesättigter hervortritt, sobald man nur in der oben beschriebenen Weise dafür sorgt, dass die Helligkeiten dabei nicht wesentlich geändert werden.

Auch zur Untersuchung des blossen Helligkeitscontrastes eignet sich die beschriebene Einrichtung vortrefflich, wenn man durch beide Ausschnitte farbloses Licht einfallen lässt.

Will man den successiven Contrast ausschliessen, so zieht man zwei Coconfäden durch eine kleine Glasperle und befestigt erstere kreuzweise an den Rändern des Loches im Schirme, so dass die Perle in der Mitte desselben schwebt. Die Perle benützt man als Fixationspunkt und verfährt wie S. 135 beschrieben wurde.

Die Methode eignet sich überdies vorzüglich zur Untersuchung einer grossen Reihe successiver Contrasterscheinungen (Nachbilder), worüber in einer späteren Mittheilung zu berichten sein wird.

VI. Demonstration der Abhängigkeit der Unterschiedsempfindlichkeit von der absoluten Helligkeit[1]).

Da man hierzu eine ganz ähnliche Einrichtung benutzen kann, wie zu den bisher besprochenen Versuchen, so sei dieselbe hiermit beschrieben. Es handelt sich dabei zwar ebenfalls um Contrasterscheinungen, nicht aber um Mischung farbiger Lichter.

Man braucht hier einen grösseren rechteckigen, im Uebrigen beliebig geformten Ausschnitt und einen schmalen langen vertikalen Spalt, die beide mit mattem farblosen Glase bedeckt sind und einen grösseren Horizontalabstand von einander haben. Beiden gegenüber befindet sich ein vertikaler weisser Schirm und vor demselben ein vertikaler Stab, welcher so aufgestellt ist, dass nur derjenige seiner beiden Schatten auf den weissen Schirm fällt, welcher von dem schmalen Spalte erzeugt wird. Dieser Schatten ist wegen der geringen Breite des Spaltes verhältnissmässig sehr scharf begrenzt, um so schärfer, je schmaler der Spalt. Verdeckt man zunächst den Spalt ganz, so ist der weisse Schirm nur durch den grossen Ausschnitt beleuchtet; verschiebt man dann den Deckel, welcher den Spalt verdeckt, in vertikaler Richtung, so dass ein Stück des Spaltes frei wird, so beleuchtet nun auch das hier ein-

1) Die Methode ist zur Demonstration sehr geeignet, wird aber an Genauigkeit der Ergebnisse von andern Methoden übertroffen.

fallende Licht den weissen Schirm mit einziger Ausnahme der Stelle, zu welcher der Zutritt dieses Lichts durch den Stab unmöglich gemacht wird. Diese Stelle behält, wenn die Wände etc. gut geschwärzt sind, immer dieselbe objective Helligkeit, gleichviel wie gross der Zuwuchs an objectiver Helligkeit ist, den der übrige Schirm durch das allmähliche Verschieben des Deckels vor dem Spalte erfährt. Bei einer gewissen Grösse dieses Zuwuchses wird der Schatten des Stabes bemerklich.

Nehmen wir als Maass der objectiven Helligkeit des Schirmes die Flächengrösse der beiden das Licht einlassenden Ausschnitte und nennen die Fläche des grossen Ausschnittes L, die Fläche, welche der Deckel vom Spalte freilässt l, so verhält sich die objective Helligkeit der beschatteten Stelle des Schirmes zu derjenigen der übrigen Schirmfläche sehr angenähert[1]) wie $L : L + l$. Je grösser der Werth $\frac{L}{L+l}$, desto grösser ist die sogenannte relative Unterschiedsempfindlichkeit.

Es lässt sich nun, auch wenn die Zimmerwände nicht geschwärzt sind, in einer dem Schüler sehr einleuchtenden Weise demonstriren:

1. Dass der Zuwuchs an objectiver Helligkeit, welchen der Schirm mit Ausnahme der beschatteten Stelle erfährt, erst eine gewisse messbare Grösse erreicht haben muss, ehe uns der Helligkeitsunterschied und also auch der Schatten überhaupt bemerklich wird.

2. Dass dieser zur Ebenmerklichkeit des Schattens nothwendige absolute Unterschied beider Lichter um so grösser sein muss, je grösser die anfängliche Helligkeit des Schirmes ist. Zu diesem Zwecke wird der grosse Ausschnitt z. B. zur Hälfte, der Spalt aber ganz verdeckt. Hierauf entblösst man den Spalt so weit, bis der Schatten sichtbar wird. Oeffnet man jetzt den zur Hälfte gedeckt gelassenen grossen Ausschnitt allmählich noch weiter, so verschwindet der Schatten wieder, obwohl der absolute Helligkeitsunterschied zwischen der beschatteten Stelle und dem übrigen Schirm derselbe geblieben ist, weil am Spalte nichts geändert

---

1) Nicht genau deshalb, weil die ungleiche Entfernung der Einzeltheile der leuchtenden Flächen von den Einzeltheilen des Schirmes kleine Ungenauigkeiten bedingt, die hier vernachlässigt werden können.

wurde. Jetzt öffnet man wieder den Spalt weiter, bis der Schatten abermals sichtbar wird, und lässt ihn durch noch weitere Oeffnung des grossen Ausschnittes abermals verschwinden u. s. f.

3. Dass der Zuwuchs (l) an objectiver Helligkeit, welchen der übrige Schirm erfahren muss, damit der Schatten eben merklich wird, keineswegs immer derselbe Bruchtheil der anfänglichen gleichmässigen objectiven Helligkeit (L) des Schirmes ist, vielmehr der Werth von $\frac{l}{L}$ wächst, wenn man, von einer zum Lesen bequemen mittleren Helligkeit ausgehend, dieselbe mehr und mehr vermindert.

Zur Demonstration erzeugt man, während der grosse Ausschnitt ganz offen ist, den eben merklichen Schatten und liest die Höhe der Oeffnung des grossen Ausschnittes und die Höhe der Oeffnung des Spaltes ab. Hierauf verkleinert man durch Verschieben der Deckel beide Lichtöffnungen um gleiche Bruchtheile, bis der Schatten verschwindet. Ist dies geschehen, so vergrössert man die Oeffnung des Spaltes wieder so weit, bis der Schatten merklich wird und liest ihre jetzige Höhe ab. Dann wird abermals die Höhe des Ausschnitts sowohl als des Spaltes um gleiche Bruchtheile gemindert u. s. f.

4. Dass der eben merkliche Schatten, wenn man ihn fixirt, sehr bald verschwindet, bei Bewegung des Auges aber oder des den Schatten werfenden Stabes sofort wieder erscheint, und dass ein bewegter Schatten überhaupt bei geringerem objectiven Lichtunterschiede früher wahrgenommen wird als ein feststehender.

Die beschriebene Einrichtung unterscheidet sich von derjenigen, welche Aubert bei seinen Untersuchungen über die Unterschiedsempfindlichkeit benützt, nur dadurch, dass statt des kleineren quadratischen Diaphragmas ein spaltförmiges, statt der schattenwerfenden Kugel oder Scheibe ein Stab benützt wird. Hierdurch erziele ich den wesentlichen Vortheil, dass der Schatten, gleichviel wie hoch der offene Theil des Spaltes ist, sich immer gleich scharf vom Grunde absetzt, weil seine Halbschatten immer dieselbe geringe Breite behalten, während jede Vergrösserung eines quadratischen Diaphragmas zugleich die Halbschatten vergrössert, daher der Schatten sich minder scharf von der hellen Fläche abgrenzt. Dies ist für die Genauigkeit der Bestimmung nicht unwesentlich, weil wir den Schatten um so leichter wahr-

nehmen, je schärfer er begrenzt ist. Besonders wichtig aber wird es, wenn man die Methode zur Bestimmung der Unterschiedsempfindlichkeit bei pathologischer Herabsetzung der letzteren anwendet. Denn hier muss das schattenerzeugende Licht l zuweilen verhältnissmässig grosse Werthe haben, und wenn man ein quadratisches Diaphragma entsprechend weit öffnen wollte, würde man die Halbschatten bedeutend verbreitern und einen wesentlichen Fehler in den Versuch einführen.

Die Methode gestattet, wie man sieht, eine bequeme quantitative Untersuchung des Lichtsinns zu diagnostischen Zwecken bei sehr verschiedenen Helligkeiten und Adaptationszuständen. Man kann hier zwei Fenster eines Dunkelzimmers benutzen. Das eine wird mit einem Laden verschlossen, der einen langen schmalen Spalt hat. Die Breite des letzteren kann durch einen horizontal beweglichen Schieber geändert werden. Durch diesen Spalt fällt das schattenwerfende Licht l ein. Ein vertikal beweglicher Schieber gestattet die Höhe des Spaltes beliebig zu regeln und an einer Theilung abzulesen. Das andere Fenster hat eine einzige grosse Glastafel. Ist dieselbe nicht mattgeschliffen, so muss man einen mit Pausleinwand oder sehr durchscheinendem Papier überspannten Rahmen vorsetzen und ein gleiches Papier vor dem Spalt anbringen. Das Fenster giebt das Hauptlicht L, welches man durch verschiebbare Fensterläden, oder sonst wie messbar abschwächen kann. Der Untersuchende misst zunächst, nachdem ein bestimmtes Hauptlicht eingestellt ist, für das eigene Auge das zur Ebenmerklichkeit des Schattens nöthige Nebenlicht, hierauf dasselbe für das Auge des Patienten. Solche Bestimmungen geben also nur relative Werthe, da die Lichter L und l nicht nach constanten Lichteinheiten gemessen sind, genügen aber für praktische Zwecke. Da der Schatten beliebig breit gemacht und überdies auch mit messbarer Geschwindigkeit bewegt werden kann, so lässt sich die Methode den verschiedenen Bedürfnissen der Untersuchung leicht anpassen.

Uebrigens steht mir, was die Untersuchung der pathologischen Zustände des Leichtsinns betrifft, kein irgend maassgebendes Urtheil zu, und ich darf nur sagen, dass ich in den wenigen von mir untersuchten Fällen die Methode brauchbar fand.

Noch zu mancherlei anderen Zwecken habe ich die in dieser Abhandlung beschriebene Einrichtung benutzt, z. Th. mit entsprechenden Aenderungen. Früher habe ich viel Zeit damit verloren, Papiere mit bestimmten Farben und Sättigungsgraden aufzutreiben oder selbst herzustellen. Eine ganze Reihe kleiner Apparate zur Mischung und Nüancirung von Pigmentfarben und zur Untersuchung der Contrasterscheinungen habe ich construirt. Einige Zeit hindurch benützte ich eine kleine transportable Dunkelkammer mit entsprechenden Ausschnitten, in welche nur der Oberkörper eingeführt wurde, sowie ein Dunkelzimmer mit Aubert'schen Diaphragmen. Endlich liess ich ein besonderes Zimmer mit den beschriebenen Einrichtungen versehen und habe seitdem die meisten anderen Apparate entbehrlich gefunden.

Meine Methode zur Untersuchung der Contrasterscheinungen mit homogonen Lichtern werde ich bei anderer Gelegenheit beschreiben.

(Physiologisches Laboratorium in Bonn.)

Ueber die synthetischen Processe und die Bildungsart des Glykogens im thierischen Organismus.

Von

E. Pflüger.

Eine lebendige Leber, die frei von Glykogen ist, erzeugt bekanntlich nicht bloss nach Zufuhr von Kohlehydraten, sondern auch von Glycerin, Leim, Eiweiss alsbald wieder Glykogen und zwar stets **dasselbe** Glykogen.

Die Mehrzahl der Physiologen hat sich deshalb der Ansicht zugeneigt, dass das Glykogen immer aus demselben Stoffe und zwar aus Eiweiss entstehe. Neuere Versuche v. Mering's haben diese Auffassung wesentlich gestützt. Dieser Forscher fütterte Hunde mit Phloridzin, wodurch sie vorübergehend diabetisch werden,

für mehrere Tage enorme Mengen von Zucker durch den Harn ausscheiden und dabei alle Kohlehydrate aus dem Körper verlieren. Wenn man nun diese Hunde hungern lässt, deren Körper keine Kohlehydrate mehr enthält und abermals Phloridzin verabreicht, so werden dieselben wieder hochgradig diabetisch. Die Quantitäten von Zucker, welche sie ausschieden, übertrafen bei Weitem diejenigen, welche aus dem eingegebenen Phloridzin, das ein Glycosid ist, sich hätten bilden können[1]).

Die Erzeugung von Glykogen in glykogen-freien Lebern nach Zufuhr von Zucker, Glycerin u. s. w. ist man heute geneigt, durch die bekannte Ersparungshypothese oder die Annahme zu erklären, dass jene Stoffe Reizmittel für die Leberthätigkeit seien. Dass die Annahme solcher oder auch noch anderer indirecter Beziehungen nicht ganz unberechtigt ist, geht aus der Beobachtung Röhmann's hervor, derzufolge die Zufuhr von kohlensaurem Ammoniak ebenfalls den Glykogengehalt der Leber steigert. Dass aus kohlensaurem Ammoniak kein Glykogen im Thierkörper entstehen kann, ist selbstverständlich.

Es fragt sich nun, in welcher genetischen Beziehung das Eiweiss zu dem Glykogene stehe und ob, wie öfter vermuthet und heute bestimmter durch v. Mering ausgesprochen worden ist, in dem Eiweissmolecül Kohlehydratcomplexe bereits enthalten sind.

Alle bisherigen Untersuchungen der Zersetzungsproducte der Eiweisssubstanz, welche durch Alkalien, Säuren, Hitze und Wasser, Fermente, oxydirende und reducirende Agentien erhalten worden sind, deuten in keinem Falle auf Kohlehydrate. Die Art der Bindung der Atomgruppen in den Kohlehydraten ist doch eine derartig feste, dass sie in den zahlreichen und vielfach wohl bekannten Zersetzungsproducten, wie sie z. B. in Folge oxydirender Einflüsse entstehen, den specifischen Charakter mit unverkennbarer Deutlichkeit bewahren. Ich brauche nur an die Gluconsäure, Mannitsäure, Lactonsäure, Zuckersäure, Schleimsäure, Aposorbinsäure, Weinsäure, Traubensäure, Tartronsäure u. s. w. zu erinnern. Nie ist ferner bei dem Kochen von Eiweiss mit verdünnter Mineralsäure oder durch irgend welchen anderen Eingriff das Auftreten eines Kohlehydrates beobachtet worden.

1) v. Mering: Ueber Diabetes Mellitus. Verhandlungen des VI. Congresses für Innere Medicin zu Wiesbaden 1887.

Die Eiweissstoffe liefern durch Oxydation: Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, Benzoësäure sowie deren Aldehyde, dann auch Valeriansäure, Capronsäure, Oxalsäure, Fumarsäure, verschiedene Amidofettsäuren nebst deren Nitrilen.

Die chemische Zergliederung bietet also — wenigstens bis jetzt — nicht den geringsten Anhalt zu der Annahme, dass im Eiweissmolecül Complexe von Kohlehydraten stecken.

Ich möchte aber ferner auf den inneren Widerspruch aufmerksam machen, der in der Betrachtung liegt, dass im Eiweiss Kohlehydrat enthalten sein müsse, weil aus Eiweiss in der Leber ein Kohlehydrat, nämlich Glykogen erzeugt wird, während man gleichzeitig behauptet, dass Glykogen in der Leber aus keinem irgendwie beschaffenen Kohlehydrat, wohl aber aus Eiweiss entstehe.

Um die vorliegenden schwierigen Fragen besser zu beurtheilen, ist es vortheilhaft, sie von einem allgemeineren Gesichtspunkte zu betrachten.

Ich habe vor langer Zeit den Satz zu begründen gesucht, dass in dem Chemismus der Thiere und Pflanzen ein wesentlicher Unterschied nicht bestehe. Alle lebendigen Zellen der Thier- und Pflanzenwelt sind blutsverwandt und stammen aus einer Wurzel. Die chemische Zusammensetzung aller Zellen trägt denselben Familiencharakter mit grösseren oder geringeren Modificationen. Wasser, Eiweiss, Fett, Kohlehydrate und Salze sind die wesentlichen Bausteine. Alle lebendigen Zellen athmen Sauerstoff, produciren Kohlensäure, Wasser und amidartige Körper; ja die Repräsentanten der Harnstoffgruppe treten in beiden Reichen auf.

Wenn der synthetische Process bei den chlorophyllhaltigen Pflanzen in grösserer Ausdehnung als bei den Thieren entwickelt ist, so entbehren letztere doch die Fähigkeit, complicirtere chemische Verbindungen aus einfacheren aufzubauen keineswegs.

Absolut sicher gestellt für die thierische Zelle sind die durch Wasseraustritt sich vollziehenden Synthesen, als deren Prototyp die Bildung der Hippursäure aus Glykokoll und Benzoësäure und Erzeugung der Aethersäuren aus Phenolen und Sulfaten anzusehen sind.

Eine besondere Art von Synthesen muss ferner angenommen werden für die stickstoffhaltigen Körper der regressiven Metamorphose wie die Harnsäuregruppe. Betrachten wir z. B. den Vogelorganismus, der seinen Stickstoff fast nur in der Form der Harnsäure entleert.

Da die von dem Chemiker hergestellten Spaltungsproducte des Eiweiss [$C_{72}H_{112}N_{18}O_{22}S$] fast immer nur ein einziges N-atom neben einer grösseren Zahl von C-atomen im Molecül enthalten, so müssen im Eiweissmolecül die N-atome unter die viel zahlreicheren C-atome ziemlich gleichmässig zerstreut sein. — In dem Molecül der Harnsäure und ihrer Verwandten erscheint aber eine grössere Zahl von N-atomen, mit einer fast gleichen ja kleineren Zahl von C-atomen und zwar ziemlich gleichmässig alternirend:

Spaltungsproducte des Eiweiss:		Amidkörper der regressiven Metamorphose:	
Indol	$NH.C_8H_6$	Harnsäure	$N_4.C_5H_4O_3$
Tyrosin	$NH_2.C_9H_9O_3$	Xanthin	$N_4.C_5H_4O_2$
Leucin	$NH_2.C_6H_{11}O_2$	Guanin	$N_5.C_5H_5O$
Glutaminsäure	$NH_2.C_5H_7O_4$	Guanidin	$N_3.CH_5$
Asparaginsäure	$NH_2.C_4H_5O^4$	Carbamid	$N_2.CH_4O$
etc.		etc.	

Harnsäure und ihre Verwandten können also nur durch Synthese entstanden sein, unmöglich durch Abspaltung von Eiweiss. Da zu dem Ende die vielen N-haltigen Reste, welche aus dem Eiweiss bei dem Stoffwechsel sich ablösen, zum Aufbau des Harnsäuremolecüles gesammelt werden müssen, so scheint mir die einfachste Erklärung in der von mir schon früher vorgeschlagenen Annahme zu liegen, dass in dem lebendigen Eiweiss — die lebendige Zellsubstanz vollzieht die Synthesen! — zwischen den C- und N-atomen Nitril- und Imidbindungen vorkommen. Denn von den Cyanverbindungen kennt man die Geneigtheit nicht bloss zur Polymerisirung, sondern auch zur Attraction organischer Ammoniakderivate; sowie endlich die Fähigkeit zur Erzeugung einfacher und complexer Ureïde bei gewöhnlicher Temperatur. — Imidbindung ist sogar im Kreatin, Xanthin, Guanin u. s. w. noch vorhanden. — Ein noch directerer Beweis für die synthetische Bildung wenigstens gewisser Ureïde ist von Salkowsky geliefert dadurch, dass mit der Nahrung eingeführte Amidobenzoësäure in Uramidobenzoësäure, Taurin in Taurocarbaminsäure im Organismus übergehen. Bei der Erzeugung dieser Uramidosäuren handelt es sich sicher um die Addition der Elemente der Cyansäure, welche auf den Ammoniakrest der eingeführten Molecüle wirkend sich mit diesem wie bei der Wöhler'schen Reaction in den betreffenden substituirten Harnstoff umsetzen. Der Vorgang lässt sich aber auch so erklären, dass von dem Organismus gelieferte Carbaminsäure unter Wasserabspal-

tung sich mit dem Ammoniakreste des eingeführten Molecüles verbinde.

Die Annahme, dass die Repräsentanten der Harnsäuregruppe im Organismus aus Ammoniaksalzen nach dem Princip der Wasserentziehung entstehen, ist bis jetzt nicht sicher bewiesen. Wenn es wirklich wahr ist, dass in den Organismus eingeführte Ammoniaksalze eine Erzeugung von Harnstoff bedingen und dass der Stickstoff des Harnstoffs sich aus dem eingeführten Ammoniak ableitet, so bleibt immer noch die Möglichkeit, dass aus dem eingeführten Ammoniaksalz erst ein complexeres Ureïd entsteht, so dass das Auftreten des Harnstoffs nur eine secundäre Reaction, eine Abspaltung sein könnte.

Die neuere Zeit brachte uns noch viel wichtigere Thatsachen, die einen tieferen Einblick in den Umfang der synthetischen Arbeit der thierischen Zelle gestatten.

Die letzten Decennien haben die zuerst von Liebig geahnte und von C. Voit so lange bekämpfte Thatsache sicher gestellt, dass Fett im lebendigen Thier aus Kohlehydraten entsteht. Durch die Untersuchungen von Lawes und Gilbert, Kühn, H. Weiske und E. Wildt, Soxhlet, B. Schultze, Tscherwinsky, Chaniewsky und Andere ist bewiesen, dass bei der Mästung der Thiere mit Futter, das arm an Eiweiss, sehr arm an Fett und sehr reich an Kohlehydraten ist, Mengen von Fett gebildet werden, die bei Weitem die in der Nahrung zugeführte Fettmenge sowie die, welche sich aus dem verfütterten Eiweisse im maximo etwa bilden könnte, übertreffen. Es besteht über den Uebergang von Kohlehydrat in Fett kein Zweifel mehr unter den Gelehrten; aber die theoretische Wichtigkeit dieser Errungenschaft scheint mir nicht in dem Maasse gewürdigt zu werden, wie sie es verdient. Das beweist die ganze Glykogen-Literatur.

Die Kohlehydrate sind sämmtlich Derivate der sechssäurigen Alkohole

$$C_6H_8(OH)_6.$$

Glieder von mehr als 6 an einander geketteten Kohlenstoffatomen kommen im Kohlehydratmolecüle nicht vor.

Bei der Bildung des Fettes, also der Stearinsäure, der Palmitinsäure, der Oelsäure müssen Ketten von 16 bis 18 unter einander chemisch verknüpfter Kohlenstoffatome zusammengefügt werden. Hier arbeitet also die thierische Zelle gerade so wie die

pflanzliche in ausgezeichneter Weise synthetisch. Weil sie Kohlenstoffketten aufbaut, welche nicht blos Multipla von C_6 wie bei Oelsäure und Stearinsäure (C_{18}), sondern auch solche, die wie bei der Palmitinsäure nur 16 und dem Glycerin nur 3 Atome Kohlenstoff zählen, so folgt, dass die Kohlenstoffketten gleichsam zurecht geschnitten und geeignet zusammengefügt werden.

Es ist demgemäss bemerkenswerth, dass bei der Mästung aus demselben Stärkemehl in dem Körper verschiedener Thierarten Fettgemenge verschiedener Zusammensetzung entstehen. Auch möchte ich noch hervorheben, dass bei dieser Synthese aus einer circular polarisirenden Substanz eine optisch inactive entsteht, während doch sonst die Eigenschaft der Circularpolarisation so oft in die Derivate übergeht. Man muss hierbei allerdings bedenken, dass der asymmetrische Kohlenstoff durch geringfügige Eingriffe verschwinden kann. So gibt active Aepfelsäure durch Reduction inactive Bernsteinsäure.

Dass bei der Erzeugung von Fett aus Kohlehydraten im thierischen Körper eine kräftige Reduction ausgeführt werden muss, ist gewiss und nicht unverständlich. Denn wo fortwährend wie in den lebendigen Zellen Atomgruppen entstehen, welche mit grosser Begierde den Sauerstoff anziehen, werden Reductionswirkungen um so energischer auftreten, je ärmer an freiem Sauerstoff die thierischen Gewebe sind. Da dieses Gas aber, wie ich gezeigt habe, immer nur in Spuren hierselbst vorhanden ist, so wird es begreiflich, dass jede starke Anregung des Stoffwechsels, besonders wenn sie bei Körperruhe und deshalb verringerter Athemthätigkeit sich geltend macht, schnell den freien Sauerstoff aus den Geweben eliminiren kann. Findet dann eine Oxydation auf Kosten des Wassers statt, so ist der Wasserstoff disponibel, welcher die Gruppe CH.OH in $CH_2 + OH_2$ überführt. Ich will nicht behaupten, dass sich der Process so vollziehe; die Betrachtung sollte nur zeigen, dass eine principielle Schwierigkeit zum Verständnisse so eingreifender und umfassender Reductionsprocesse vom chemischen Gesichtspunkte aus nicht vorliege.

Nun ist es aber gewiss, dass kein Nahrungsstoff den Stoffwechsel in den Organen so sehr steigert, als die Zufuhr von Eiweiss, weshalb es ganz klar ist, warum sich bei Fütterung von Stärke ohne Eiweiss kein Fett bildet. Gerade diese Thatsache hatte Voit zu der irrigen Auffassung ganz besonders gedrängt,

dass nicht die Kohlehydrate, sondern das Eiweiss die Substanz sei, aus der bei der Mästung das Fett entstehe.

Ein Thier kann bei reichlichster Zufuhr von Albuminaten und wenig Fett bei Ausschluss von Kohlehydraten wohl gedeihen; Fettmästung wird aber bei solchem Futter niemals erzielt. Auch diese Erfahrung ist mit obiger Auffassung in guter Uebereinstimmung.

Was aus der Entstehung der Fette folgt, wird auch demonstrirt durch die Wachserzeugung der Bienen aus Honig. Mir scheint wenigstens die Untersuchung von Erlenmeyer und A. von Planta-Reichenau die Thatsache mindestens sehr wahrscheinlich gemacht zu haben. (Deutsche Bienenzeitung 1880.)

Denn diese Forscher bestimmten das Fett und den Stickstoff bei je 50 Bienen aus dem Volk, das dem Versuch unterworfen werden sollte, vor und nach dem Versuche. Die Thiere wurden mit Kandiszucker oder auch mit Honig gefüttert. Die Wachsbildung war bei günstiger Witterung sehr bedeutend, sodass einmal aus 18 Kandiszucker 6,151 Wachs erhalten wurden.

Wachs ist ein Gemenge von Cerotinsäure $C_{27}H_{54}O_2$ mit Palmitinsäure-Myricylester. Der Myricylalkohol hat die Formel $C_{30}H_{61}.OH$.

Nachdem die synthetische Erzeugung von Stearinsäure und Palmitinsäure im Thierkörper feststeht, hat die der Cerotinsäure und des Myricylalkohols theoretisch nichts auffallendes, weil es sich um homologe Substanzen handelt. Sie ist die Aeusserung desselben Princips.

In der hier vorliegenden Synthese des Fettes aus Kohlehydrat liegt der Beweis, dass man, obwohl es sich nur um thierischen Chemismus handelt, nicht berechtigt wäre, in dem Kohlehydrate die Präexistenz des Fettes anzunehmen, weil dieses aus jenem entsteht. Vermöge einer besseren Kenntniss der chemischen Constitution der Fette und Kohlehydrate sind wir in der Lage, die sehr indirecten Beziehungen dieser Körper zu übersehen.

Sollte es nun wahr sein, wie ja fast allgemein angenommen wird, dass im Körper der höheren Thiere Fett sich auch aus Eiweiss bilden könne, was ich nicht für streng bewiesen betrachte. so würden ähnliche Folgerungen berechtigt sein, wie sie vorher von uns bei der Fettbildung aus Kohlehydraten gemacht wurden. Nichts berechtigt uns Fett im Eiweiss als praeformirt an-

zusehen. Ich bin vielmehr mit dem Ausspruche Drechsel's[1]) durchaus und ganz einverstanden, wenn er sagt, „dass im Eiweissmolecül ursprünglich keine Radicale mit mehr als C_6 oder C_9 enthalten sind und dass, wenn im thierischen Organismus wirklich Fett aus Eiweiss entsteht, dieser Vorgang nicht auf einer einfachen Abspaltung desselben aus dem Eiweiss beruht, sondern vielmehr auf einer Synthese aus den primär entstandenen Kohlenstoffärmeren Spaltungsproducten".

Gibt man die Fettsynthese aus Eiweiss für den thierischen Organismus zu, so gelangt man zu der wichtigen Erkenntniss, dass die Synthese einer so complicirten Substanz wie das Fett auf Kosten sehr verschiedenartigen Ausgangsmateriales sich vollziehen könne. Denn die Constitution der Kohlehydrate weicht doch von der des Eiweisses ganz ausserordentlich ab.

Wenn wir also heute wissen, dass nicht bloss Fette, sondern auch Kohlehydrate in unserem Organismus entstehen und dass Kohlehydrate wahrscheinlich aus Eiweissstoffen, in denen wir keine Kohlehydrate anzunehmen berechtigt sind, sich bilden, so zwingt uns die Analogie sofort an die nunmehr bewiesene weitreichende synthetische Thätigkeit der thierischen Zellen zu denken.

Wie bei der Fettsynthese aus Kohlehydraten im Allgemeinen die Gruppen CH.OH in CH_2 verwandelt und geeignet zusammengefügt werden mussten, so wird umgekehrt bei der Synthese der Kohlehydrate aus Eiweiss die Gruppe CH_2 in CH.OH zu verwandlen und dann zu combiniren sein. Dabei scheint es naturgemäss, wenn die synthetische Arbeit der Zelle die Gruppe CH.OH nicht verschmäht, sondern auch dann anzieht, falls sie diese fertig gebildet bereits vorfindet, wie sie im Zucker oder Glycerin ihr geboten wird. Dass derselbe Stoff also das Glykogen durch Synthese aus Molecülen verschiedenartiger chemischer Constitution erzeugt werden soll, würde ein Analogon in der Erzeugung des Fettes haben, wenn dieses nicht blos aus Kohlehydraten, sondern, wie allgemein angenommen wird, auch aus Eiweiss entsteht.

Um aber für diese Anschauungen eine weitere Stütze zu gewinnen, möchte ich an gewisse niedere Organismen erinnern, deren Stoffwechsel dem der Thiere in vielen Beziehungen viel ähnlicher

1) Eiweisskörper, Handwörterbuch der Chemie p. 543.

ist als der der höheren Pflanzen. Die Pilze ernähren sich wie die Thiere am besten aus Eiweiss und Zucker. Sie scheiden sogar Fermente aus, welche das Eiweiss in Pepton, die Stärke in Zucker überführen, damit sie bequemer resorbirt werden. Die Pilze athmen Sauerstoff, produciren Kohlensäure und amidartige Substanzen. Sie bilden aber auch synthetisch in sich ohne Beihülfe des Sonnenlichtes Fette und Kohlehydrate, ja sogar Eiweiss.

Nach den Untersuchungen Nägeli's[1]) können die Pilze ihren Kohlenstoff aus fast allen Kohlenstoffverbindungen beziehen; die Hauptbedingung besteht darin, dass im Molecül die Gruppe CH_2 oder blos CH enthalten ist. Vielleicht sei die Beschränkung beizufügen, „dass die Gruppe CH nur dann ernährt, wenn 2 oder mehr C-Atome, an welchen H hängt, unmittelbar mit einander verbunden sind. Es ernährt nämlich einerseits Methylamin (mit 1 C und 3 H) und andererseits Benzoësäure (eine Kette von 6 C-Atomen, jedes mit 1 H) sicher", während Ameisensäure und Methylalkohol nicht assimilirt werden, was indessen auch „auf Rechnung ihrer antiseptischen Eigenschaften" kommen kann.

„Dagegen kann der Kohlenstoff nicht assimilirt werden, wenn er unmittelbar nicht mit H, sondern nur mit anderen Elementen zusammenhängt, wie dies in der Cyangruppe, ferner beim Harnstoff und der Oxalsäure nebst deren Abkömmlingen (Oxamid) der Fall ist. In diesen Verbindungen sind an C bloss N-, O- und C-Atome befestigt."

„Verbindungen werden am leichtesten assimilirt, welche bereits eine Atomgruppe besitzen, wie sie die zu bildende Substanz bedarf und eine Verbindung ernährt um so weniger, je unvollständiger sie diese Gruppe enthält."

Sowie die Pilze ihren Kohlenstoff also aus sehr verschiedenen Verbindungen zur Synthese entnehmen können, ebenso verhält es sich für den Stickstoff. Das gilt sogar dann, wenn der mit dem N verbundene Kohlenstoff zur Ernährung untauglich. Acetamid, Methylamin, Aethylamin, Propylamin, Asparagin, Leucin können zugleich als C- und als N-nahrung dienen, während aus Oxamid und Harnstoff zwar N, nicht aber C entnommen werden kann. Als Stickstoffquelle können die Pilze ferner alle Ammoniaksalze und die einen derselben auch die salpetersauren Salze verwenden.

1) Sitzber. Bair. Akad. d. Wissensch. 5. Juli 1879.

Die den thierischen Zellen so nahe verwandten Pilzzellen vermögen also nicht bloss aus den einfachsten, sondern auch aus complicirteren organischen Molecülen verschiedenster chemischer Constitution dieselben Stoffe aufzubauen: Fette, Kohlehydrate und Eiweiss. Dies ist nur unter der Annahme verständlich, dass die Synthese einhergeht mit gleichzeitiger Sprengung des Molecüles, weil die brauchbaren Fragmente angezogen und eingefügt werden in das neu zu bildende Molecül. Die Spaltung ist wohl nur die Folge der Anziehung bestimmter, vielleicht auch der Abstossung anderer Atomgruppen des ernährenden Molecüles.

Diese merkwürdige Fähigkeit der Pilze ist, wie wir gesehen haben, keine absolute. Auch zeichnen sich gewisse Arten der Pilze vor anderen aus. Nachdem ich nun oben gezeigt habe, dass die Synthese des Fettes aus Zucker, die sich in den Thieren vollzieht, durchaus den synthetischen Processen analog ist, welche in chlorophyllfreien Pflanzen resp. ohne die Einwirkung des Sonnenlichts verlaufen können, scheint mir keine Schwierigkeit in der Annahme zu liegen, dass auch die Zelle der höheren Thiere die Fähigkeit der Accommodation an verschiedene Nahrung nicht ganz verloren, sondern mit dem Pilze, wenn auch in beschränkterem Maasse, gemein hat, also brauchbare Atomgruppen aus Molecülen verschiedener chemischer Constitution anziehen und zu einer Synthese verwerthen kann.

Wenn man diese Auffassung zulässt, dann versteht man, warum unter allen Nährstoffen in der Speise zugeführte Kohlehydrate die stärkste Anhäufung von Glykogen in der Leber zur Folge haben. Wenn das Glykogen nur indirect die Abspaltung des Glykogens aus dem Eiweisse steigern würde, so müsste die Zufuhr von Kohlehydraten die Ausscheidung der stickstoffhaltigen Reste des Eiweisses vermehren. Das Umgekehrte ist aber der Fall. Die Kohlehydrate der Nahrung setzen ja die Umsetzung des Eiweisses herab.

Nachdem wir uns überzeugt haben, dass in dem Organismus der höheren Thiere eine Synthese von Fett und Kohlehydrat existirt, wird man geneigter sein, aufs Neue die von mir vor langer Zeit vertretene Annahme zu prüfen, ob nicht auch innerhalb gewisser beschränkter Grenzen eine Synthese der Eiweisssubstanzen angenommen werden dürfe.

Da in der lebendigen Zelle Fett aus Zucker und wohl auch

aus Eiweiss und da ferner immer dasselbe rechtsdrehende Glykogen aus Dextrose, Maltose, Rohrzucker, Milchzucker, Inulin, Glycerin, Eiweiss u. s. w. gebildet wird, obwohl deren Structur und Circularpolarisation ganz verschieden sind, so muss die thierische Synthese mit tiefgreifender Spaltung verknüpft und wie bei den Pilzen mit umfassenderen Mitteln ausgerüstet sein als sie die Wasserentziehung oder auch die Aldolcondensation liefert.

Schliesslich möchte ich noch einmal daran erinnern, dass die lebendige Zellsubstanz d. h. die organisirte Materie die Synthesen ausführt. Weil aber die organisirte Materie wesentlich Eiweiss ist, so liegt die Annahme nahe, dass das lebendige Eiweiss bei allen Synthesen und Spaltungen betheiligt ist, während die sogenannten Enzyme überall — selbst bei den Pilzen — eine ganz untergeordnete Rolle spielen. Die wichtigsten Processe der Gährung und Fäulniss laufen also auch im Inneren der Pilzzelle ab und sind die Aeusserungen ihrer Ernährungsarbeit.

Ueber den Einfluss einer Sinneserregung auf die übrigen Sinnesempfindungen.

Von

Victor Urbantschitsch in Wien.

Durch die im Nachfolgenden mitgetheilten Untersuchungen war ich bestrebt, über die bisher unerklärt gebliebene Erscheinung der sogenannten Doppelempfindungen Aufschluss zu erhalten. Wie bekannt, hat zuerst Nussbaumer[1]) Mittheilung über das Auftreten subjectiver Farbenempfindungen bei Erregung von Gehörsempfindungen (Schallphotismen) gemacht; später haben Bleuler und Lehmann[2]) eine Reihe einschlägiger Beobachtungen angeführt und dabei auch Fälle von dem Auftreten subjektiver Farbenempfindungen bei Geschmaks-, Geruchs- und Tastsinn-Erregungen (Geschmacks-, Geruchs-, Tastsinn-Photismen) mitgetheilt[3]). Die letztgenannten

1) Mittheil. des ärztl. Vereines in Wien 1873 Nr. 5.

2) Zwangsmässige Lichtempfindung durch Schall etc. Leipzig 1881.

3) Diesbezügliche Beobachtungen wurden in den letzteren Jahren von Aglave, Baratoux, Fechner, Féré, Francis-Galton, Hilbert, Mayerhausen, Pedrono, Schenkl u. A. mitgetheilt. In jüngster Zeit erschien eine Abhandlung Steinbrügge's „Ueber secundäre Sinnesempfindungen“ (Wiesbaden 1887), die einen vorläufigen Bericht über die von Fechner gesammelten Fälle von Doppelempfindungen enthält.

Autoren berichten auch über einzelne Fälle von subjektiven Gehörsempfindungen, die durch Lichtempfindungen hervorgerufen werden (Lichtphonismen).

Die auffällige Erscheinung von Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Sinnesempfindungen veranlasste mich vor Allem zu untersuchen, ob deren Vorkommen ein aussergewöhnliches sei oder nicht. Ich stellte mir demnach zunächst die Frage: Giebt es physiologische Wechselwirkungen zwischen sämmtlichen Sinnesempfindungen?

Die zur Beantwortung dieser Frage hinzielenden Versuche habe ich in der Weise ausgeführt, dass während einer gleichmässig stattfindenden Erregung eines Sinnesgebietes in einem anderen Sinnesgebiete eine Empfindung ausgelöst wurde, wobei ich genau achtete, ob sich während der neu eingetretenen Sinnesfunktion in der Empfindung des ursprünglich erregten Sinnes irgend welche Veränderungen zu erkennen gaben.

Die damit erzielten Versuchsergebnisse sind nachfolgende:

I. Einfluss der Gehörsempfindungen auf die übrigen Sinnesempfindungen.

Um zunächst den Einfluss einer Gehörsempfindung auf die Farbenempfindungen zu prüfen, bediente ich mich kleiner verschieden gefärbter Felder, die von der Versuchsperson so weit entfernt aufgestellt waren, dass die einzelnen Farben nunmehr undeutlich oder selbst gar nicht wahrgenommen wurden; während die Versuchsperson auf die Farbenfelder blickte, liess ich den Ton einer Stimmgabel auf ein Ohr oder auf beide Ohren des zu Untersuchenden durch mehrere Sekunden einwirken und entfernte hierauf die Stimmgabel rasch vom Ohr. Es kamen dabei verschieden tönende Stimmgabeln, vor Allem tief und hoch klingende, zur Verwendung, deren Ton dem Ohr einmal schwach, ein andermal in voller Stärke zugeführt wurde. Derartig vorgenommene Versuche ergaben bei der Mehrzahl der Versuchspersonen eine nicht selten auffällige Beeinflussung der Farbenempfindungen durch die gleichzeitig stattfindende Gehörserregung. Dieser Einfluss erwies sich häufig als abhängig von der Tonstärke und Tonart, ferner traten an verschiedenen Versuchsindividuen, ja selbst an derselben Versuchsperson zu verschiedenen Prüfungszeiten mannigfach wechselnde Reactionserscheinungen häufig auf. In der Regel ruft die Erregung einer

Tonempfindung eine Steigerung des Farbensinnes hervor, wobei früher nicht erkennbare Farbenfelder deutlich wahrgenommen werden können. Nach Unterbrechung der Toneinwirkung geht die Stärke der Farbenempfindungen binnen wenigen Sekunden auf ihre früheré Stufe zurück. Eine an beiden Ohren gleichzeitig stattfindende Gehörserregung erregt den Farbensinn stärker[1]) als die Auslösung von Gehörsempfindungen an einem Ohre allein; ferner steigern in vielen Fällen hohe Töne die Farbenempfindungen auffälliger als tiefe Töne. Bei Ausschaltung des einen Auges aus dem Sehakte geben sich die Veränderungen in der Intensität der Farbenempfindungen auch dann zu erkennen, wenn der Stimmgabelton dem Ohre der entgegengesetzten Seite zugeführt wird.

Eine Gehörserregung veranlasst mitunter eine gewöhnlich rasch vorübergehende Herabsetzung der Farbenempfindungen. Häufig erscheint hierbei die Tonart und besonders die Tonstärke von Einfluss, so zwar, dass bei schwach einwirkendem Tone eine Herabsetzung der Farbenempfindungen eintreten kann, indess derselbe Ton, dem Ohre in mittlerer Stärke zugeführt, den Farbensinn zu erregen vermag. Manchmal geht der Steigerung eine rasch vorübergehende Herabsetzung der Farbenempfindungen voraus.

Der hier angeführte Einfluss auf die Intensität der Farbenempfindungen erstreckt sich bald auf die verschiedenen Farben gleichmässig, bald wieder giebt sich für eine bestimmte Farbenempfindung eine besonders auffällige Veränderung zu erkennen; an einzelnen Versuchspersonen verhielt sich sogar die Empfindungsstärke für verschiedene Farben, im Momente der Toneinwirkung, einander vollständig entgegengesetzt, sowie auch eine bestimmte Farbenempfindung durch hohe und tiefe Töne in ganz verschiedener Weise beeinflusst werden konnte.

Als Beispiele theile ich folgende Beobachtungen mit:

1. Alle Farbenfelder werden im Momente der Zuleitung eines tiefen Stimmgabeltones zu den Ohren deutlicher und dabei früher nicht sichtbar gewesenen Farbenfelder erkennbar. Hohe Stimmgabeltöne erregen die Farbenempfindungen in noch höherem Grade als tiefe Töne.

---

1) An einem Versuchsfalle, an welchem bei binotischer Zuleitung der Stimmgabeltöne gegenüber deren Einwirkung auf das rechte Ohr allein keine Erhöhung der Farbenempfindungen erfolgte, fand sich eine beträchtliche Schwerhörigkeit am linken Ohre vor, demzufolge in diesem Falle auch bei binotischer Versuchsanordnung nur ein monotisches Hören bestand.

2. Das Farbenfeld Grün wird erst bei Zuleitung eines hohen Stimmgabeltones wahrgenommen; tiefe Töne bewirken ein vollständiges Verschwinden eines vorher undeutlich wahrnehmbaren grünen Feldes.

3. Grün und Roth treten bei Einwirkung hoher Töne stärker hervor u. z. Grün mehr als Roth. Ein tiefer Ton veranlasst ein vollständiges Verschwinden des grünen Farbenquadranten, indess die Empfindung für Roth anscheinend unverändert bleibt. Sehr starke Stimmgabeltöne verdunkeln momentan sämmtliche Farbenfelder, worauf eine Steigerung über die sonst vorhandene Empfindungsintensität eintritt u. z. besonders für Grün, dann für Gelb, am wenigsten für Roth (in der Mehrzahl der übrigen Versuchspersonen erwies sich jedoch die Steigerung der Farbenempfindung gerade für Roth am auffälligsten).

4. Schwache hohe oder tiefe Töne setzen die Farbenempfindung herab, dieselben Töne in mittlerer Stärke erregen dagegen den Farbensinn.

5. Alle hohen Töne, ob stark oder schwach, erhöhen die Helligkeit der Farbenfelder, wobei die Farben weisslicher erscheinen; alle tiefen Töne lassen die Farbenquadranten gesättigter erscheinen u. z. besonders Roth, dann Grün, Blau, am wenigsten Gelb.

6. Alle Farben werden durch hohe und tiefe Töne sowie durch Geräusche anfänglich undeutlicher wahrnehmbar, gleich darauf aber bedeutend deutlicher, wobei ein vor dem Versuche nicht sichtbar gewesenes blaues Feld nunmehr als Blau erkannt wird.

7. Hohe und tiefe Töne führen nur eine Verdunklung ohne darauffolgende Aufhellung der Farbenfelder herbei.

8. Die Farbenquadrate befinden sich in einer solchen Entfernung von den Augen der Versuchsperson, dass nur einzelne Felder undeutlich, andere gar nicht wahrnehmbar sind. Bei Einwirkung eines schwachen tiefen Tones erfolgt eine Verdunklung sämmtlicher Farbenfelder, wogegen diese durch einen starken tiefen Ton eine Aufhellung erfahren, wobei Gelb zum ersten Male sichtbar wird. Hohe Töne steigern die Empfindungen für sämmtliche Farben. Lässt man gleichzeitig einen starken tiefen Ton auf das eine Ohr und einen hohen Ton auf das andere Ohr einwirken, so geben sich eine Reihe vorher nicht wahrgenommener Farbenfelder zu erkennen.

9. Rosa erscheint als graues Feld; bei Zuführung eines schwachen tiefen Stimmgabeltones erfolgt eine weitere Verdunklung des grauen Feldes, wogegen derselbe Ton, stark gehört, die Farbe Rosa plötzlich wahrnehmbar macht.

10. Das blaue Feld erscheint deutlicher als das rothe Farbenfeld. Durch einen hohen Ton erfolgt nur für Roth eine auffällige Steigerung der Empfindung, wogegen ein tiefer Ton das Farbenfeld Blau gesättigter als Roth erscheinen lässt.

Untersuchungen der Sehschärfe für Leseproben ergaben in ähnlicher Weise wie an den Farbenfeldern bei Zuleitung tiefer

und besonders hoher Töne zu den Ohren eine, gewöhnlich nicht beträchtliche Aufhellung des Gesichtsfeldes, wobei früher nur undeutlich oder gar nicht erkennbare Buchstaben hervortraten. Von einzelnen Versuchspersonen wurde eine scheinbare Vergrösserung der Buchstaben angegeben. Eine ähnliche Steigerung der Sehschärfe erfolgt bei plötzlich auf das Ohr einwirkendem Geräusche. Zuweilen geht, besonders bei starker Schalleinwirkung, der Aufhellung eine Verdunklung des Gesichtsfeldes voraus. Diese Erscheinung entspricht einer mir mitgetheilten Erfahrungsthatsache, dass bei Explosionswirkungen auf das Ohr, so beim Geschützdonner, anfänglich eine momentane Verdunklung und gleich darauf eine rasch vorübergehende Aufhellung des Gesichtsfeldes von einzelnen Individuen auffällig beobachtet wird.

Um den Einfluss einer Gehörserregung auf den Geruchsinn zu prüfen, verband ich ein Fläschchen, das ein schwach riechendes Mittel enthielt, mit einem Gummischlauch, dessen anderes Ende mit einer durchbohrten Nasenolive versehen war, die in den Eingang der zu prüfenden Nasenseite eingeführt wurde; während der durch den Schlauch vorgenommenen Inspiration liess ich bald tiefe bald hohe Töne auf ein oder auf beide Ohren einwirken. Einzelne Versuchspersonen gaben mir dabei bei den verschiedenen Prüfungen übereinstimmend an, dass durch tiefe und besonders durch hohe Töne eine rasch vorübergehende Verstärkung der Geruchsempfindungen erfolge, indess in einem Falle dabei eine vollständige Auslöschung des Geruchs stattfand.

Die Geschmacksempfindungen erleiden durch eine Gehörserregung häufig eine Steigerung, zuweilen eine Verminderung ihrer Intensität u. z. tritt diese Veränderung der Geschmacksstärke bald für die verschiedenen Geschmacksarten gleichmässig ein, bald wieder für eine bestimmte Geschmacksempfindung in besonderer Weise; ausnahmsweise erfolgt hierbei auch eine qualitative Veränderung des Geschmacks. In gleicher Weise erfährt auch der bei Einwirkung des constanten Stromes auftretende Geschmack an der Anode, durch hohe und tiefe Töne, eine merkliche Intensitäts-Schwankung.

Als Beispiele mögen folgende dienen:

1. Tiefe Töne steigern den Geschmack für Süss, Salz, Sauer und besonders für Bitter, wogegen hohe Töne auf sämmtliche Geschmacksempfindungen schwächend einwirken.

2. Hohe und tiefe Töne wirken auf alle Geschmacksarten erregend ein.

3. Hohe und tiefe Töne löschen den Geschmack von Süss vollständig aus; sie wirken ebenfalls schwächend auf salzigen Geschmack ein, welcher während der Einwirkung hoher Töne einen eisenartigen Beigeschmack erhält; sauerer und bitterer Geschmack werden durch hohe und tiefe Töne vermindert.

4. Der Anoden-Geschmack erfährt im Momente eine Gehörserregung unter 5 Fällen 2 mal eine Vermehrung, 3 mal eine Verminderung.

Auf die Stärke der Tastempfindungen wirken die verschiedenen Stimmgabeltöne theils vermindernd, theils vermehrend ein; derselbe Ton, der bei mittlerer Stärke den Tastsinn erhöht, kann bei schwacher Einwirkung auf diesen einen schwächenden Einfluss nehmen. Starke, besonders hohe Töne, erregen mitunter in auffälliger Weise sensitive Nerven. Bekanntlich giebt sich an hochgradig Schwerhörigen beim lauten Hineinsprechen in das Ohr nicht selten eine schmerzhafte Empfindung zu erkennen; an einem meiner Fälle trat bei jeder stärkeren Schalleinwirkung ein Schmerz am rechten Ellbogengelenk ein. Das Auftreten von Schmerz in einem bestimmten Zahne bei Einwirkung verschiedener, vor Allem hoher Töne wurde wiederholt beobachtet[1]). Herr Dr. Gruse aus Wien theilte mir mit, dass er durch sehr hohe und sehr tiefe Töne schwingender Saiten (aber nicht schwingender Luftsäulen) stets eine Empfindlichkeit, ja selbst Schmerzempfindung in bestimmten Zähnen beobachtet u. z. bei hohen Tönen am intensivsten in den Eckzähnen des Oberkiefers, bei tiefen Tönen in einzelnen Zähnen des Unterkiefers; besonders heftiger Schmerz wird vor Allem durch hohe Töne in vorhandenen cariösen Zähnen erregt. Hohe Geräusche rufen Schmerzempfindungen in allen Zähnen einer Oberkieferhälfte hervor, tiefe Geräusche in den Zähnen des Unterkiefers.

Beispiele:

1. Die durch das Hin- und Hergleiten eines feinen Haares über Stirne und Wange erregte Kitzelempfindung wird durch einen schwachen tiefen Ton gesteigert, durch einen starken tiefen Ton vermindert. Schwache und besonders starke hohe Stimmgabeltöne bewirken eine beträchtliche Verminderung der Kitzelempfindung.

2. An einer Reihe von Versuchspersonen trat eine Verminderung der Kitzelempfindung durch schwache und starke Töne ein, wobei sich hohe Töne als besonders wirksam erwiesen.

1) J. Vautier, Gaz. d. hop. 1860.

Die Temperaturempfindungen ergeben im Momente einer Gehörserregung ein verschiedenes Verhalten. Beim Eintauchen der Hand in Wasser gaben viele Versuchspersonen bei Zuleitung hoher und tiefer Töne zu einem oder beiden Ohren eine Zunahme der jedesmaligen Temperaturempfindung an, also eine scheinbare Abkühlung des kalten Wassers und eine Erwärmung des warmen Wassers; ein andermal wieder wurde eine scheinbare Temperatursteigerung beobachtet, so zwar, dass sowohl warmes wie kaltes Wasser im Momente einer Gehörserregung wärmer empfunden wurde; mitunter vermögen die einzelnen Töne nur auf die durch eine bestimmte Temperatur erregten Empfindungen einen merklichen Einfluss zu nehmen, so z. B. nur auf Wärme- und nicht auch auf Kälteempfindung. An mehreren Individuen erschienen die Versuchsergebnisse bei Prüfung mit demselben Ton einander entgegengesetzt, je nachdem die Töne schwach oder stark einwirkten; so trat in einem Falle bei schwachen hohen und tiefen Tönen eine scheinbare Abkühlung des warmen Wassers ein, indess bei denselben stark angeschlagenen Stimmgabeltönen das warme Wasser scheinbar eine plötzliche Erwärmung erfuhr. An ein und demselben Individuum längere Zeit fortgesetzte Untersuchungen weisen übrigens mannigfach von einander abweichende Versuchsergebnisse auf; so können die besonders am Anfange der Prüfung auffälligen Veränderungen der Temperaturempfindungen bei wiederholter Vornahme der Prüfungen manchmal theilweise oder ganz ausbleiben, sowie auch die Veränderungen in der Wärme und Kälteempfindung nicht immer in übereinstimmendem Sinne auf- auftreten.

II. Einfluss der Sehempfindungen auf die übrigen Sinnesempfindungen.

Der Einfluss einer Sehempfindung auf die Hörfunktion lässt sich an vielen Individuen leicht nachweisen. Eine abwechselnd stattfindende Verdunklung und Erhellung des Gesichtsfeldes bedingt gewöhnlich eine auffällige Schwankung in der Intensität der Hörempfindungen u. z. erfolgt in der Mehrzahl der Versuchspersonen bei Bedeckung der Augen eine Abschwächung, bei stärkerer Lichteinwirkung auf die Augen, dagegen eine Steigerung der Hörschärfe z. B. für das Uhrticken, für einen Stimmgabelton u. s. f. In einzelnen Fällen giebt sich die entgegengesetzte Er-

scheinung zu erkennen, nämlich eine Gehörssteigerung bei Verdunklung oder Verschluss der Augen und eine Gehörsverminderung bei plötzlicher Aufhellung des Gesichtsfeldes[1]).

Von grossem Interesse erscheinen die Veränderungen, welche die Hörfunktion durch die verschiedenen Farbeneinwirkungen auf das Auge erleiden kann. Das Uhrticken wird je nach der Farbe, in der das Gesichtsfeld erscheint, bald stärker, bald schwächer gehört, wobei dieselbe Farbe auf verschiedene Individuen verschieden einzuwirken vermag.

Folgende Fälle mögen als Beispiele dienen:

1. Das Uhrticken wird deutlicher bei Einwirkung von Grün und Roth, undeutlicher bei Gelb und Blau gehört.

2. Eine Verstärkung des Uhrtickens erfolgt am meisten durch Gelb, weniger durch Roth und Grün, am wenigsten durch Blau und Violett.

3. Das Uhrticken erfährt eine scheinbare Verstärkung durch alle Farben ausser Blau. Bei Verschluss der Augen erfolgt eine Verminderung der Gehörsperception.

4. Gelb verstärkt die Wahrnehmung des Uhrtickens bedeutend, weniger Roth und Grün, gar nicht Blau und Violett. Abdunklung des Gesichtsfeldes erhöht in diesem Falle ausnahmsweise die Gehörswahrnehmung.

5. Roth ruft eine subjektive Steigerung des Uhrtickens hervor, indess Grün, Gelb, Blau und Violett auf dasselbe schwächend einwirken. Wie in der Mehrzahl der Fälle erhöht eine Erhellung des Gesichtsfeldes die Hörfunktion.

6. Vermindernd auf die Wahrnehmung des Uhrtickens erweisen sich Roth, Grün, Blau und vor Allem Violett. Gelb bleibt indifferent. Bei Verschluss und Oeffnen der Augen gibt sich keine Veränderung der Hörstärke zu erkennen.

---

1) Die oben angeführten Versuchsergebnisse, denen zufolge bei Verschluss der Augen in der Regel eine Schwächung des Hörvermögens eintritt, scheinen gegen die Erfahrungsthatsache zu sprechen, dass viele Personen beim aufmerksamen Hören auf Musik, auf eine Rede u. s. w. die Augen schliessen. Der Grund hierfür dürfte jedoch zum grössten Theil darin zu suchen sein, dass der Augenverschluss eine Ablenkung der Aufmerksamkeit durch Sehobjekte verhindert. Wenn wir uns in die Lage eines Lauschenden versetzen, so erfolgt dabei eine unwillkürliche Hebung des oberen Augenlides auch dann, wenn die Schallquelle dem Blicke unzugänglich ist. Darwin schildert in seinem „Ausdrucke der Gemüthsbewegungen“ den Lauschenden mit weit geöffneter Lidspalte und gesenktem Unterkiefer. In einem Gemälde von P. E. Comte belauscht Heinrich III., an einer zugemachten Thüre angelehnt, mit auffällig weit geöffneter Lidspalte den Akt der Ermordung des Herzogs von Guise.

Viel verschiedenartiger als für Geräusche gestaltet sich der Farbeneinfluss für musikalische Töne, an denen je nach der einwirkenden Farbe nicht nur eine Intensitäts-Schwankung, sondern auch eine scheinbar qualitative Veränderung des Tones zur Beobachtung kommen. Abgesehen von individueller Verschiedenheit kann eine bestimmte Farbe an derselben Versuchsperson auf einen tiefen Ton anders einwirken als auf einen hohen Ton. Eine Farbe, die an manchen Individuen auffällige Veränderungen der Hörfunktion hervorruft, erweist sich ein andermal wieder als vollständig indifferent.

Zu den betreffenden Versuchen musste ich mich musikalisch sehr gebildeter Individuen bedienen, da nur solche die Art der Tonveränderung genau anzugeben vermochten. In den hier angeführten Beispielen hatte ich mich durch Controllversuche von der Richtigkeit der einzelnen Angaben überzeugt.

1. Roth ruft eine scheinbare Erhöhung und Verstärkung eines tiefen Stimmgabeltones hervor; ein hoher Ton erfährt durch Roth keine Veränderung.

Gelb. Der tiefe Ton wird um einige Schwebungen höher gehört und dabei verstärkt; der hohe Ton bleibt unverändert.

Grün. Der tiefe Ton erleidet eine Erhöhung und Verstärkung; der hohe Ton bleibt gleich.

Blau erhöht den tiefen Ton ohne ihn zu verstärken; der hohe Ton verändert sich nicht.

Violett erhöht den tiefen und vertieft den hohen Ton um einige Schwebungen.

2. Roth erhöht den tiefen und hohen Ton; in gleicher Weise bedingen Gelb, Grün und Blau eine Erhöhung sowohl des tiefen wie des hohen Tones um ungefähr $^1/_8$ Ton.

Violett bewirkt eine Erhöhung des tiefen und eine Vertiefung des hohen Tones, ganz entsprechend dem Falle 1.

Beim Augenverschluss findet ebenfalls eine Erhöhung der Töne statt, jedoch nicht in dem Grade wie beim Vorhalten der verschiedenen Farbengläser vor den Augen.

3. Roth erhöht den tiefen und den hohen Ton. Gelb erweist sich für den tiefen Ton als indifferent, wogegen ein hoher Ton etwas erhöht wird. Grün erhöht den tiefen Ton und lässt den hohen Ton unverändert. Blau bewirkt keine Veränderung des tiefen, dagegen unter allen Farben die intensivste Erhöhung des hohen Tones. Violett ruft eine besonders auffällige Verstärkung und Erhöhung des tiefen Tones und eine geringe Verstärkung mit unbedeutender Erhöhung beim hohen Tone hervor.

4. Eine Erhöhung der tiefen gleichwie der hohen Stimmgabeltöne er-

folgt in zunehmendem Grade durch Roth, Blau und Violett, indess Gelb und Grün als indifferent erscheinen.

5. Lichteinwirkung verstärkt die Empfindung hoher Töne, so auch Grün, Roth und Violett; dagegen findet eine Tonschwächung durch Gelb und Blau statt. Eine Erhöhung des Tones ergeben nur Roth und Violett.

In den beiden ersten der soeben erwähnten Fälle, in denen Violett eine subjektive Vertiefung, alle anderen Farben aber eine Erhöhung eines hohen Stimmgabeltones herbeiführten, stellte ich weitere Versuche in der Weise an, dass ich dem einen Auge das violette Farbenglas vorhielt und dem anderen Auge gleichzeitig eine der übrigen Farbentafeln. Es zeigte sich hierbei, dass bei gleichzeitiger Einwirkung von Violett und Blau eine Vertiefung des Stimmgabeltones wahrgenommen wurde, die jedoch geringer erschien wie bei der alleinigen Einwirkung der violetten Farbe; Roth, Gelb und Grün erregten dagegen bei diesen Versuchen eine subjektive Erhöhung des Tones, die allerdings einen geringeren Grad aufwies, wie ohne Zuziehung von Violett. In diesem Falle erwies sich also der Einfluss von Violett stärker als der von Blau, dagegen schwächer als der von Roth, Gelb und Grün, wobei allerdings eine gegenseitige Beeinflussung der einander gegenüber gestellten Farben nachweisbar war. In dem anderen (2.) Falle vermochte keine der Farben die durch Violett veranlasste subjektive Tonvertiefung aufzuheben, sondern nur eine geringere Vertiefung des Tones herbeizuführen, wie bei ausschliesslicher Einwirkung der violetten Farbe.

Durch die verschiedenen Farbeneinwirkungen entstehen ausser den subjektiven quantitativen und qualitativen Tonveränderungen noch eine Verschiebung des subjektiven Hörfeldes. Wie ich bereits an anderer Stelle[1]) mitgetheilt habe, wird ein binotisch zugeleiteter Ton in vielen Fällen nicht in den Ohren, sondern im Kopfe wahrgenommen, wobei einem bestimmten Ton bei derselben Versuchsperson eine bestimmte Stelle des Kopfes in der Weise zukommt, dass die einzelnen Töne der chromatischen Tonskala entsprechend aneinander gereihte subjektive Hörfelder besitzen, die in der Längsaxe des Kopfes hinteinander gelagert sind. Beim monotischen Hören geben sich ähnliche Erscheinungen zu erkennen, nur dass hierbei die subjektiven Perceptionsstellen für die ein-

1) S. Pflüger's Archiv 1881 Bd. 24.

zelnen Töne zum Theil im Ohre, zum Theil in der nächsten Umgebung desselben gelagert sind und für in der Tonskala nahe aneinander befindlichen Töne nicht so deutlich von einander getrennt erscheinen, wie dies gewöhnlich bei den subjektiven Hörfeldern im Kopfe während des binotischen Hörens der Fall ist.

Gleich den subjektiven Hörfeldern beim binotischen Hören zeigen sich auch die subjektiven Perceptionsstellen beim monotischen Hören von einer regelmässigen Anordnung, so zwar, dass ein und dieselbe Versuchperson bestimmte Töne stets an derselben subjektiven Localisationsstelle wahrnimmt. In der Anordnung selbst bestehen jedoch auch hier wesentliche individuelle Verschiedenheiten; so verlegte ein Theil der Untersuchten die hohen Töne nach aussen und vorne, die tiefen Töne nach innen und hinten, indess von Anderen eine umgekehrte Anordnung der subjektiven Hörstellen angegeben wurde. Während diese, wie schon erwähnt, ihren Platz sonst unverrückt beibehalten, gibt sich an ihnen durch Farbeneinwirkungen eine oft beträchtliche Ortsveränderung zu erkennen. Die Richtung einer solchen Verschiebung zeigt individuelle Verschiedenheiten, doch scheint die Wanderung der subjektiven Hörstellen nach hinten gegen das Hinterhaupt am häufigsten vorzukommen: in einzelnen Fällen erfolgt eine Wanderung nach vorne odor nach aussen gegen den Gehörgang und gegen die Ohrmuschel. Die einzelnen Farben sind dabei von verschiedener Wirkung, auch bezüglich des Grades der Verschiebung, und üben oft auf hohe Töne einen anderen Einfluss aus wie auf tiefe Töne.

Die nachstehenden Beispiele entsprechen den S. 162 erwähnten Fällen 1, 2 und 3.

1. Das subjektive Hörfeld zeigt eine Verschiebung gegen das Hinterhaupt u. z. der tiefen Töne durch Blau und Violett, der hohen Töne durch Roth, Blau und Violett. Gelb und Grün bewirken weder für tiefe noch für hohe Töne eine Ortsveränderung.

2. Die Verschiebung der subjektiven Hörstellen erfolgt nach hinten, für tiefe Töne bei Einwirkung von Gelb, Grün, Blau und Violett, für hohe Töne bei Roth, Gelb, Grün, Blau und Violett. Bei Augenverschluss zeigt sich ebenfalls eine Verschiebung nach hinten, doch ist diese nicht so beträchtlich wie bei Vorhalten der verschiedenen Farbentafeln vor die Augen.

3. Die Verschiebung der subjektiven Hörfelder findet nach aussen statt u. z. bei tiefen Tönen durch Roth, Grün und Violett, bei hohen Tönen durch Roth, Gelb und Violett. Blau erweist sich sowohl für tiefe als hohe Töne ganz indifferent.

Licht- und Farbeneinflüsse sind auch im Stande subjektive Gehörsempfindungen ihrer Stärke und Tonart nach zu verändern. Beschattung oder Verschluss der Augen führen gewöhnlich eine Verminderung der subjektiven Ohrgeräusche, Lichteinwirkung dagegen deren Steigerung herbei; das umgekehrte Verhalten habe ich seltener vorgefunden[1]); zuweilen bleiben die subjektiven Gehörsempfindungen bei abwechselnd stattfindender Beschattung der Augen und Lichteinwirkungen auf die Augen vollständig unverändert. Besonders erwähnenswerth erscheint noch die Beobachtung, dass durch verschiedene Lichteinwirkungen Veränderungen in dem Charakter der subj. Geh. eintreten können (s. die unten angeführten Beispiele). Bei beiderseits vorhandenen Ohrgeräuschen erfolgt nach Bedecken der Augen nicht immer eine gleichmässige Abnahme der subj. Geh. am rechten und am linken Ohr, wobei mitunter die stärkeren Geräusche auffälliger beeinflusst erscheinen als die schwachen Ohrgeräusche. In einem Falle trat durch Beschattung der Augen an einem Ohre eine Verminderung, am anderen Ohre dagegen eine Steigerung der subj. Geh. ein. In Fällen von gleichzeitigem Bestehen mehrerer Arten von subj. Geh. nehmen die verschiedenen Lichteinflüsse manchmal auf eine bestimmte Art einen anderen Einfluss als auf die übrigen Geräuscharten. Mit diesen Veränderungen der Intensität der subj. Geh. gibt sich auch hinsichtlich ihrer scheinbaren Ausgangsstelle im Ohre oder von einem Punkte des Kopfes eine ähnliche Verschiebung zu erkennen, wie an den oben erwähnten subjektiven Hör-

---

1) In scheinbarem Widerspruche damit steht die gewöhnliche Angabe der an subj. Gehörsempfindungen leidenden Individuen, dass die Ohrgeräusche Nachts viel stärker und quälender auftreten, ja mitunter nur Nachts, und Tages über gar nicht wahrgenommen werden. Der hauptsächlichste Grund hierfür liegt wohl in dem Tageslärm, da subj. Gehörsempfindungen durch äussere Schalleinflüsse theils übertönt, theils, wie ich in Pflüger's Archiv Bd. 21 S. 290 nachgewiesen habe, dadurch selbst vollständig aufgehoben werden können. Bekanntlich überzeugt man sich von dem thatsächlichen Vorhandensein solcher Ohrgeräusche auch während des Tages, wenn man die betreffende Person in einen stillen Raum bringt oder durch Verstopfung beider Ohren die Schalleinwirkungen auf diese abhält. Ich traf übrigens wiederholt Personen an, die mir mittheilten, dass ihre Ohrgeräusche mit zunehmendem Tageslärm stärker werden, mit abnehmendem Lärm schwächer und in der Stille der Nacht gar nicht wahrnehmbar erscheinen.

feldern, wobei die Verschiebung zuweilen nur für eine oder die andere der gleichzeitig vorhandenen Geräuscharten zu Stande kommt. Untersuchungen mit verschiedenen Farben ergaben ähnliche Beobachtungen, nur dass sich der Einfluss der einzelnen Farben auf die Stärke und Art sowie auf die scheinbare Ausgangsstelle der subj. Geh. noch viel mannigfaltiger gestaltet als bei einfacher Beschattung der Augen.

Ein besonderes Interesse bietet das Verhalten der subj. Geh. dar, wenn die Licht- und Farbeneinwirkungen auf das eine Auge allein, bei gleichzeitigem Verschlusse des anderen Auges stattfinden. Diesbezügliche Versuche zeigten, dass ein Einfluss auf die subj. Geh. vom Auge derselben Seite aus gewöhnlich stärker hervortritt als vom Auge der entgegengesetzten Seite; von diesem letzteren aus giebt sich zuweilen überhaupt keine Wirkung zu erkennen. Ein andermal wieder erscheint der Einfluss vom Auge der entgegengesetzten Seite aus sogar als der grössere. Einzelne Farben wirken mitunter auf bestehende Ohrgeräusche stärker ein wenn man sie dem Auge der entgegengesetzten Seite als dem gleichseitigen Auge vorsetzt, indess die übrigen Farben von diesem letzteren aus als wirksamer sich erweisen; so veranlasste in einem Falle von subj. Geh. am rechten Ohr eine dem rechten Auge vorgesetztes Farbenglas eine bedeutendere Schwächung der Ohrgeräusche als vom linken Auge aus, wogegen Roth, Gelb, Blau und Violett ein umgekehrtes Verhalten aufwiesen.

Ein binoculärer Licht- und Farbeneinfluss wirkt in der Regel auf subj. Geh. stärker ein als ein monoculärer. Am deutlichsten findet dies in Fällen statt, in denen von einem Auge allein kein Einfluss auf die subj. Geh. genommen werden kann, indess eine gleichzeitige Einwirkung auf beide Augen eine deutlich wahrnehmbare Veränderung der Ohrgeräusche ergiebt[1]). An einer Versuchsperson mit linksseitigen subj. Geh. blieben diese bei Beschattung des rechten Auges unverändert, wogegen bei Bedecken des linken Auges eine Schwächung der subj. Geh. erfolgte; wenn bei bleibend bedecktem linken Auge das rechte Auge abwechselnd geschlossen und geöffnet wurde, entstand jedesmal im Momente des Augenschlusses eine weitere Schwächung

1) Eine ähnliche Beobachtung habe ich bezüglich des monotischen und binotischen Hörens in diesem Archive Bd. 31 S. 284 mitgetheilt.

der durch den Verschluss des linken Auges bereits verminderten subj. Geh. In diesem Falle war also der vom rechten Auge ausgehende Einfluss für sich allein nicht im Stande eine Veränderung der subj. Geh. herbeizuführen, wogegen er allerdings auf eine vom linken Auge aus bereits erzeugte Schwächung der Ohrgeräusche noch weiter einzuwirken vermochte[1]).

Der verstärkte binoculäre Einfluss auf die subj. Geh. gegenüber einer monoculären Einwirkung giebt sich auch hinsichtlich der Zeitdauer zu erkennen, die vom Beginn des Versuches bis zum Eintritt der auffälligen Reaction erforderlich ist und zwar erfolgt diese bei binoculärer Versuchsanordnung häufig rascher als bei monoculärer Einwirkung, welche letztere ihrerseits wieder verschieden sein kann, je nachdem der Versuch mit dem rechten oder dem linken Auge vorgenommen wird. Bemerkenswerth bezüglich der verschiedenen Reactionsdauer ist auch der den einzelnen Farben zukommende Einfluss, der an manchen Versuchspersonen erhebliche Verschiedenheiten in den rascheren oder langsamer auftretenden Reactionserscheinungen erkennen lässt. Ausser den individuellen Schwankungen finden sich übrigens hierbei auch an demselben Versuchsindividuum bei gleicher Versuchsanordnung ungleiche Reactionszeiten vor.

Beispiele:

1. Subjektive Gehörsempfindungen werden durch Verdunklung des Gesichtsfeldes sowie durch die verschiedenen den Augen vorgehaltenen Farben vermindert.

2. Verschluss der Augen schwächt die subj. Geh., so auch Gelb und Blau; Roth verstärkt dieselben in bedeutendem Grade, weniger Grün, unter welcher Farbe auch der Ton der subj. Geh. einen metallischen Charakter erhält. Violett erweist sich für die Stärke der subj. Geh. als indifferent, dagegen erscheint das subj. Hörfeld tiefer nach innen gegen die Mittellinie des Kopfes gerückt.

3. Roth, Grün und Blau verringern die subj. Geh., Gelb und Violett sind indifferent.

---

1) Eine ähnliche Erscheinung zeigt sich zuweilen beim binoculären Sehen, indem die Sehschärfe des einen Auges durch gleichzeitige Betheiligung des anderen Auges an dem Sehakte auch dann eine Steigerung erfahren kann, wenn das von dem einen Auge eingestellte Sehobjekt vom anderen Auge infolge einer Refractionsanomalie etc. nicht wahrgenommen werden kann (s. meinen Aufsatz „Ueber Wechselwirkungen der innerhalb eines Sinnesgebietes gesetzten Erregungen“, Pflüger's Archiv Bd. 31 S. 303).

4. Beschattung der Augen lässt die subj. Geh. unbeeinflusst, dagegen werden diese verstärkt durch Grün, weniger durch Roth, geschwächt durch Gelb und Blau; Violett ist indifferent. Der Effekt tritt nur bei Vorhalten der Farbenfelder vor beiden Augen auf, wogegen von einem Auge aus kein Einfluss auf die Ohrgeräusche wahrgenommen werden kann.

5. Bilaterale subj. Geh. besonders rechts. Augenverschluss bewirkt ein vollständiges Verstummen der starken subj. Geh. am rechten Ohr, dagegen nur eine Abnahme der ursprünglich schwächeren subj. Geh. am linken Ohre, wobei die subjektive Hörstelle mehr medianwärts gerückt erscheint. Roth und Gelb schwächen die Ohrgeräusche vom linken Auge bedeutender als vom rechten Auge aus, so auch Blau und Violett. Grün zeigt jedoch das entgegengesetzte Verhalten.

6. Subj. Geh. von Klingen und Sausen. Roth und Grün vermindern das Klingen und lassen das Sausen unverändert. Gelb, Blau und Violett wirken nur auf das Sausen ein, das hierbei geschwächt erscheint.

7. Starkes Sausen im rechten Ohre; dasselbe wird geschwächt durch Augenverschluss sowie durch Grün, Gelb, Blau und Violett; die Verminderung der subj. Geh. tritt 10—15 Sekunden nach Beginn des Versuches ein und hält nach Entfernung der Farbentafeln von den Augen noch durch 20 Sekunden an. Blau verändert ausserdem noch das Sausen im Sieden. Roth verstärkt das Sausen. Der Einfluss erweist sich vom rechten Auge aus als stärker wie vom linken Auge aus. Setzt man dem rechten Auge die rothe, dem linken die blaue Farbentafel vor, so wird das Sausen stärker, dagegen bei umgekehrter Versuchsanordnung schwächer, ein Zeichen, dass der Einfluss der rothen Farbe den der blauen überwiegt.

8. Rechts besteht stossweises Windgeräusch. Eine Beschattung der Augen bleibt indifferent. Roth, Grün, Blau und Violett schwächen die subj. Geh., Gelb lässt diese unverändert. Vom rechten Auge aus tritt dieselbe Schwächung ein, wie bei binoculärer Versuchsanordnung.

9. Links wird ein hohes Singen angegeben. 10—15 Sekunden nach Verschluss der Augen wird das Singen dumpfer und schwächer; wiederholte Vornahme des Versuches bewirkt dagegen, selbst bei anhaltendem Verschlusse der Augen, keine Abschwächung der subj. Geh. Eine Reihe aufeinander folgender Versuche mit den verschiedenen Farben ergibt für dieselbe Farbe nicht immer die gleichen Resultate, so lässt Roth einmal das singende Geräusch indifferent, ein andermal verstärkt er dieses, Gelb erweist sich einmal als indifferent, dann wieder erhöht es die subj. Geh., in gleicher Weise wirken Grün und Violett. Blau schwächt das Singen und lässt es dumpfer erscheinen, ein andermal wieder etwas höher, unter fortwährender Einwirkung von Blau tritt eine abwechselnde Erhöhung und Vertiefung im singenden Geräusche ein.

10. Sausen, rechts stark, links schwach. Nach Verschluss der Augen erfolgt eine bedeutende Abnahme der subj. Geh., besonders rechts; von einem Auge allein gibt sich der Einfluss nur für das gleichseitige Ohr zu erkennen,

so dass z. B. das durch Verschluss des rechten Auges abgeschwächte Sausen im rechten Ohre durch Verschluss auch des linken Auges keine weitere Verminderung erfährt. Eine Reihe aufeinander folgender Farbenversuche ergibt folgendes: I. Roth und besonders Violett vermindern das Sausen, rechts mehr als links. Gelb, Grün und Blau sind indifferent. II. Roth, Gelb und besonders Grün beruhigen, Blau und Violett erscheinen indifferent. III. Gelb, Grün und Blau zeigen sich indifferent, Roth schwächt die subj. Geh., so auch Violett, letztere Farbe jedoch nur im ersten Moment ihrer Einwirkung.

11. Die beiderseits vorhandenen subj. Geh. bestehen im Klingen und Sieden, besonders rechts. Das Sieden wird in der rechten Parietalgegend empfunden.

Bei Verschluss der Augen werden die subj. Geh. schwächer, wobei das subj. Hörfeld für das Sieden gegen das Hinterhaupt rückt. Verschluss des rechten Auges allein schwächt das Klingen am rechten Ohre, das Singen rückt nach hinten, am linken verstummt das Klingen, das Singen wird mehr gegen das Hinterhaupt vernommen. Bei Verschluss des linken Auges hört das Klingen an beiden Ohren auf; das Sieden rückt links nach hinten.

R o t h schwächt bei binoculärer Einwirkung das Klingen, wobei rechts eine Verschiebung des subj. Hörfeldes nach aussen erfolgt, links dagegen keine Ortsveränderung eintritt; das Sieden ist geschwächt und nach hinten verschoben. Vom rechten Auge aus gibt sich bei Roth keine Veränderung im subj. Geräusche zu erkennen, weder rechts noch links; vom linken Auge aus hört das Klingen links auf, rechts bleibt es unverändert; das Sieden erscheint geschwächt. G e l b, binoculär: Klingen rechts dumpf, links verschwunden, Sieden bilateral 0; rechtes Auge: rechts unverändert, links 0; linkes Auge: rechts Klingen schwächer, Sieden unverändert, links kein Geräusch. G r ü n, binoculär und monoculär: Klingen verstummt, Sieden geschwächt. B l a u, binoculär: Klingen = 0, Sieden sehr schwach und nach hinten; rechtes Auge: rechts etwas Klingen, Sieden nach oben, links Klingen und Sieden = 0; linkes Auge: rechts Klingen 0, Sieden dagegen heftiger, das subj. Hörfeld verbreitert bis zur Mittellinie des Kopfes. V i o l e t t, binoculär: rechts Klingen „beängstigend“ dumpf und gegen Ohreingang gerückt, Sieden geschwächt, links keine Veränderung; rechtes Auge: bilateral geschwächte subj. Geh.; linkes Auge: rechts unverändert, links geschwächt.

12. Rechts und links Sausen, besonders rechts. Binoculäre Verdunklung schwächt das Sausen bilateral; Verschluss des rechten Auges verstärkt und erhöht das Sausen rechts, schwächt und vertieft es links. Untersuchungen über die R e a c t i o n s z e i t, nämlich die Zeit, welche zum Eintritt der auffälligen Veränderungen der subj. Geh. nöthig ist, ergeben folgendes: Nach Verschluss der Augen, sowie nach Vorhalten der verschiedenen Farbengläser vor den Augen erscheinen die subj. Geh.: Bei binoculärem Verschlusse rechts in 3 Sekunden heller, links in 5 Sek. dumpfer; bei Verschluss des rechten Auges, rechts in 5 Sek. heller, links in 8 Sek. dumpfer; bei Verschluss des linken Auges rechts in 3 Sek. heller, links in 5 Sek. dumpfer.

Roth, binoculär:	rechts	in	4	Sek.	heller,	links	in	7	Sek.	dumpfer		
rechtes Auge:	„	„	4	„	„	„	„	8	„	„		
linkes Auge:	„	„	4	„	„	„	„	7	„	„		
Gelb, binoculär:	„	„	5	„	„	„	„	15	„	„		
r. Auge:	„	„	3	„	„	„	„	8	„	„		
l. Auge:	„	„	7	„	„	„	„	4	„	„		
Grün, binoculär:	„	„	3	„	„	„	„	5	„	höher		
r. Auge:	„	„	3	„	„	„	„	7	„	„		
l. Auge:	„	„	3	„	„	„	„	7	„	„		
Blau, binoculär:	„	„	4	„	„	„	„	9	„	„		
r. Auge:	„	„	3	„	„	„	„	7	„	„		
l. Auge:	„	„	3	„	„	„	„	3	„	„		
Violett, binoculär:	rechts	in	4	Sek.	heller,	links	in	10	Sek.	dumpfer	u.	stärker.
r. Auge:	„	„	5	„	„	„	„	7	„	„	„	„
l. Auge:	„	„	7	„	„	„	„	5	„	„	„	„

Vergleichsweise Prüfungen über den Einfluss, den eine bestimmte Farbe auf subjektive und objektive Gehörsempfindungen ausübt lieferten, an derselben Versuchsperson häufig vollständig differente Resultate. Dieselbe Farbe, die auf subj. Geh. beruhigend einwirkt, kann für objektive Töne eine Perzeptionssteigerung herberbeiführen und umgekehrt.

Aehnlich den durch die verschiedenen Erkrankungen des Gehörorganes hervorgerufenen subj. Geh. können auch die durch den constanten Strom ausgelösten Klangempfindungen, im Momente von Licht oder Farbeneinwirkungen auf die Augen eine Aenderung erleiden, u. z. bald eine Vermehrung, bald eine Verminderung. Eine bestimmte Farbe kann hierbei an verschiedenen Versuchspersonen bald in dem einen, bald in dem anderen Sinne einwirken.

Bezüglich des Einflusses der Licht- und Farbeneinwirkungen auf den Geruchssinn ergaben die Untersuchungen zumeist unsichere und unverlässliche Resultate; nur in einzelnen Fällen wurde theils eine Verminderung, theils eine Vermehrung der Geruchsintensität bei Verschluss der Augen und Einwirkung der verschiedenen Farben angegeben. In einem Versuchsfalle trat bei Verschluss der Augen und unter dem Einflusse aller Spectralfarben eine Steigerung des Geruches ein, wobei derselbe gleichzeitig einen scharfen unangenehmen Charakter annahm. In anderen Fällen erfolgte eine Steigerung der Geruchsempfindungen durch Lichteinwirkung auf die Augen, ferner durch einzelne Farben, wie z. B.

durch Roth und Grün, indess bei anderen Farben eine Abschwächung der Empfindungsintensität eintrat.

Die Geschmaksempfindungen werden durch Licht und Farben in manchen Fällen in auffälligem Grade beeinflusst; geringere Veränderungen geben sich häufig zu erkennen. Der Lichteinfluss erweist sich meistens als erregend, die Abdunklung als abschwächend, zuweilen für eine bestimmte Geschmacksart in auffälligerem Grade als für die übrigen Geschmacksarten. Aehnliche Verschiedenheiten ergeben auch die mit den einzelnen Farben angestelten Prüfungen, wobei manche Farben eine Steigerung, andere eine Herabsetzung aller oder nur einzelner Geschmacksarten hervorrufen; mitunter tritt eine scheinbare qualitative Geschmacksänderung unter dem Einflusse einer bestimmten Farbe ein. Mit der Steigerung der Geschmacksempfindungen geht nicht selten eine Verbreiterung des Geschmacksfeldes einher, so zwar, dass die betreffende Versuchsperson unter dem Licht- oder Farbeneinflusse eine Geschmacksempfindung an Stelle der Zunge und des Gaumens wahrnimmt, an denen vorher eine Geschmacksempfindung entweder bereits erloschen war, oder überhaupt nicht beobachtet wurde. Umgekehrt giebt sich gleichzeitig mit einer Verminderung der Geschmacksempfindungen zuweilen eine Einengung des Geschmacksfeldes zu erkennen.

Beispiele:

1. Süss wird durch Roth und besonders durch Grün gesteigert, herabgesetzt durch Gelb und Blau. Violett ist indifferent. Salziger Geschmack gesteigert durch Roth und besonders Grün, herabgesetzt durch Gelb, Blau und Violett. Sauer gesteigert durch Roth und besonders Grün, etwas durch Violett, herabgesetzt durch Gelb und Blau. Bitter gesteigert durch Roth, Gelb und besonders durch Grün, herabgesetzt durch Blau und Violett. Die süsse Geschmacksempfindung erfährt durch Grün eine Verbreiterung der Geschmacksempfindung gegen die Zungenspitze; unmittelbar nach Entfernung der grünen Glastafel von den Augen erfolgt eine Verminderung der Geschmacksintensität und ein Zurückweichen des Geschmackfeldes von der Zungenspitze gegen das mittlere Drittel der Zunge. Unter dem Einflusse des rothen Lichtes erstreckt sich der bittere Geschmack vom hinteren Zungendrittel gegen die vordere Zungenhälfte und kehrt nach Entfall des rothen Lichtes wieder gegen das hintere Zungendrittel zurück; Roth erzeugt ferner eine vermehrte Speichelabsonderung.

2. Süss vermehrt durch alle Farben, besonders durch Grün; salziger Geschmack durch Violett und Grün besonders gesteigert, wobei an der Zungenspitze ein Brennen auftritt, schwächer erscheint die Steigerung

des salzigen Geschmacks durch Blau, vermindert ist derselbe durch Roth und Gelb; nach Entfernung der gelben Farbentafel von den Augen tritt regelmässig ein Brennen an der Zungenspitze ein, das sonst daselbst nicht beobachtet wird. Sauer gesteigert durch alle Farben, am meisten durch Blau, am wenigsten durch Violett; Grün erregt gleichzeitig Brennen an der Zungenspitze. Bitter gesteigert durch alle Farben, besonders durch Gelb und vor Allem durch Grün.

3. Bitterer Geschmack erhöht durch Lichteinwirkung und Roth, vermindert durch Bedecken der Augen, noch mehr durch Blau, etwas durch Gelb und Grün.

4. Bedecken der Augen sowie alle Farben schwächen sämmtliche Geschmacksempfindungen; beim salzigen Geschmack erfolgt dabei gleichzeitig ein Zurückweichen des Geschmacksfeldes von der Zungenspitze gegen das mittlere Zungendrittel. Der bittere Geschmack erfährt die geringste Schwächung durch Roth, die intensivste durch Blau.

5. Süss erhöht durch Grün, etwas durch Violett, vermindert durch Gelb und Blau; Roth ist indifferent. Salz. Geschmackssteigerung durch Roth, Grün, Blau, Herabsetzung durch Gelb und Violett. Sauer gesteigert durch Roth und Grün, herabgesetzt durch Gelb und Violett, Blau bleibt indifferent. Bitter, gesteigert durch Roth, Gelb, Blau und Violett; Grün ist indifferent.

Die durch den constanten Strom erregte Geschmacksempfindung kann gleich allen übrigen electrischen Reactionserscheinungen unter den verschiedenen Licht- und Farbeneinwirkungen eine Veränderung erleiden.

Unter 5 darauf geprüften Fällen wurde der Anodengeschmack durch Roth in 2 Fällen gesteigert, in 3 Fällen vermindert; durch Gelb 2 mal gesteigert, 2 mal vermindert, 1 Fall blieb unverändert; durch Grün desgleichen wie Gelb; durch Blau 1 mal gesteigert, 3 mal vermindert, 1 mal nicht verändert; durch Violett 1 mal gesteigert, 1 mal vermindert, 3 mal nicht verändert.

Gleich den übrigen Sinnesempfindungen zeigen sich auch an den Tast- und Temperaturempfindungen von Licht- und Farbeneinflüssen abhängige Intensitätsschwankungen. Das an verschiedenen Körperstellen z. B. mittelst eines Haares erregte Kitzelgefühl erfährt durch Bedecken der Augen häufig eine Abschwächung, wobei die Kitzelempfindung selbst ganz zurücktreten kann, indess beim Oeffnen der Augen mit der Lichteinwirkung wieder die frühere Intensität der Kitzelempfindung zurückkehrt, selten giebt sich das umgekehrte Verhalten zu erkennen. Verschiedene Farben wirken ungleich ein und dieselbe Farbe ergiebt an den verschiedenen Versuchspersonen nicht selten einander ganz entgegengesetzte Resultate.

Beispiele:

1. Verschluss der Augen schwächt die mittelst eines Haares an Gesicht und Stirn erregte Kitzelempfindung, so auch Violett; indifferent erweisen sich Roth und Grün, erregend dagegen Gelb und Blau.

2. Augenverschluss schwächt die Kitzelempfindung, so auch Gelb, noch mehr Blau, am meisten Violett; verstärkend wirkt Roth, indifferent bleibt Grün.

3. Augenverschluss steigert die Kitzelempfindung, desgleichen Gelb, Grün und Violett; Roth vermindert die Kitzelempfindung, Blau zeigt sich indifferent.

Bezüglich der Temperaturempfindungen lehrten die Versuche, dass die durch Eintauchen der Hand in kaltes bezw. warmes Wasser hervorgerufene Kälte- bezw. Wärmempfindung durch Abdunklung des Gesichtsfeldes und plötzliche Erhellung desselben eine Aenderung erleidet, wobei Lichteinwirkung gewöhnlich erregend einwirkt. Viel deutlicher pflegen die Veränderungen der Temperaturempfindungen durch die verschiedenen Farben herbeigeführt zu werden u. z. bald als Steigerung der jedesmaligen Temperaturempfindung von kalt und warm, bald als scheinbare Temperaturzunahme oder Abnahme sowohl für kalt als warm. Im ersten Falle erscheint also unter einem bestimmten Farbeneinflusse z. B. kaltes Wasser kälter, warmes Wasser wärmer, im letzteren Falle dagegen kaltes sowie warmes Wasser wärmer bezw. kälter.

Beispiele:

1. Die Hand ist in kaltes Wasser getaucht, wobei die Finger in steter Bewegung sind, da auf diese Weise Aenderungen in den Temperaturempfindungen deutlicher hervortreten als bei im Wasser ruhig verweilender Hand. Das Kältegefühl wird durch Roth und Grün bedeutend gesteigert, durch Blau, Violett und am wenigsten durch Gelb geschwächt.

Die durch Eintauchen der Hand in heisses Wasser erregte Wärmeempfindung wird durch Roth- und Grün, sowie durch intensivere Beleuchtung der Augen erhöht; dagegen vermindert durch Blau und Violett. Die durch Bedecken der Augen herabgesetzte Wärmeempfindung erfährt eine weitere Verminderung, wenn den Augen gleichzeitig mit Entfernen der sie bedeckenden Hand eine blaue Glasplatte vorgesetzt wird.

2. Kälteempfindung wird durch Blau und durch Violett herabgesetzt, so dass der Eindruck einer plötzlichen Erwärmung des Wassers entsteht; Roth und besonders Grün erhöhen die Kälteempfindung; Gelb erweist sich als indifferent. Wärmeempfindung erleidet durch Licht und alle Farben eine Steigerung.

3. Kälteempfindung wird nur gesteigert durch Gelb, die übrigen Farben sind indifferent. Wärmeempfindung erscheint gesteigert durch Gelb, Blau und Violett, herabgesetzt dnrch Grün, nicht verändert durch Roth.

Mit den soeben geschilderten Veränderungen der Temperaturempfindungen treten auch Verschiedenheiten in den besonders durch Hitze erregten Schmerzempfindungen auf. Wie ich an mir selbst beobachtete wird bei Eintauchen der Finger in sehr warmes Wasser das an den Fingerspitzen auftrende schmerzhafte Brennen durch Verschluss der Augen und bei mir noch mehr durch Gelb und Blau gemildert, ja zuweilen vollständig aufgehoben, indess in umgekehrtem Sinne eine Vermehrung des Schmerzes durch intensive Lichteinwirkung und zuweilen bis zur Unerträglichkeit durch Roth und Grün erfolgt; in anderen Fällen erweisen sich wieder andere Farben von Einfluss auf die Verminderung bezw. Vermehrung der Schmerzempfindungen.

Aus allen den hier mitgetheilten Beobachtungen über den Einfluss der Farben auf die verschiedenen Sinnesempfindungen[1]) tritt der mannigfache Unterschied hervor, den eine bestimmte Farbe auf die Empfindungsintensität verschiedener Versuchspersonen nehmen kann, wobei zuweilen den Complementärfarben eine übereinstimmende Wirkung zukommt, so z. B. Roth und Grün eine Steigerung, Gelb und Blau dagegen eine Herabsetzung der Sinnesempfindungen, ohne dass sich jedoch diesbezüglich eine Regel aufstellen liesse, da, wie aus den angeführten Beispielen ersichtlich ist, Roth und Grün auch empfindungsschwächend, Gelb und Blau dagegen erregend einzuwirken vermögen, oder wieder Roth und

1) Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass bei den oben angeführten Prüfungen mit den verschiedenen Farben die Einwirkung auf die Sinnesempfindungen durch die Farbe selbst und nicht etwa durch die dabei stattfindende Veränderung der Beleuchtungsintensität des Gesichtsfeldes zu Stande kam. Dafür spricht die Thatsache, dass häufig eine das Gesichtsfeld verdunkelnde Farbe, wie an meinen Tafeln vor Allem Blau, in gleicher Weise wirkt, wie eine andere das Gesichtsfeld erhellende Farbe, wie besonders Gelb, indess die übrigen Farben theils erregend, theils die Empfindungen schwächend einwirken können; es übt ferner zuweilen nur eine bestimmte Farbe auf die Empfindungsintensität einen Einfluss aus, während die übrigen Farben indifferent bleiben, oder es zeigt sich diese Erscheinung nur bei einer aufhellenden und einer anderen verdunkelnden Farbe, bei den anderen Farben dagegen nicht; dieselbe Farbe ergiebt weiteres an verschiedenen Personen ein sehr wechselndes Verhalten; endlich wäre noch zu bemerken, dass mitunter eine Beschattung des Gesichtsfeldes gar keinen und häufig einen viel geringeren Einfluss auf die Veränderungen der Sinnesempfindungen nimmt, wie die verschiedenen Farben.

Gelb gleichsinnig und entgegengesetzt von Grün und Blau erscheinen können.

Bezüglich der Einwirkung gewisser Farben auf die Organismen liegen bereits vielfache Beobachtungen vor, welche die oft mächtige Beeinflussung der Organismen durch Licht und bestimmte Farben deutlich erkennen lassen[1]). In höchst auffälliger Weise zeigt sich dies unter Anderem an Batrachier-Larven, die unter der Einwirkung verschieden farbiger Gläser oder gefärbter Flüssigkeiten durch längere Zeit verweilen. An einer derartigen von Herrn Prof. Schenk[2]) vorgenommenen Versuchsreihe überzeugte ich mich, dass die unter dem Einflusse des rothen Lichtes sich entwickelnden Batrachier-Larven die lebhaftesten Bewegungen aufwiesen, indess die unter Blau befindlichen Thiere träge, ohne Bewegung erschienen; zuweilen musste an diesen letzteren das Leben erst nachgewiesen werden durch das Vorhandensein der Circulation im Schwanztheile.

III. Einfluss der Geruchsempfindungen auf die übrigen Sinnesempfindungen.

Unter allen Sinnesprüfungen ergaben die Versuche mit den Geruchsempfindungen die unverlässlichsten Resultate, wenngleich von einzelnen Versuchspersonen über den Einfluss der Geruchsempfindungen auf die übrigen Sinnesempfindungen ganz bestimmte

1) Göthe hebt in seiner Farbenlehre bereits den Einfluss der Farben auf die Gemüthsstimmungen hervor. Ponza (Annal. méd. psychol. 1876), veranlasst durch die günstigen Resultate, die ein englischer Kapitain mit dem violetten Lichte betreffs des Wachsthums pflanzlicher und thierischer Organismen erzielte, stellte zuerst an Geisteskranken Versuche mit rothem und blauem Lichte an, wobei er Blau als beruhigend, Roth als erregend kennen lernte. Einzelne Fälle von beruhigender Wirkung des blauen Lichtes beobachtete auch Schlager (s. Wien. Allg. medic. Zeit. 1880 u. 1881); vergl. ferner die von Schlager citirten Abhandlungen von Becquad (La lumière ses causes et ses effets, Paris 1868; Edwards (De l'influence des agents phys. sur la vie 1829); Brown-Séquard (Influence des agents phys. sur le dévelopement etc., Journ. Br. S. S. 1859, 1863); Auerbach (Centr. f. d. m. W. 1870); Erlenmeyer (Corresp. f. Psych. u. gerichtl. Psychiatrie 1877), welcher Autor Davier (The photochrom. treatment of Insanity, Journal of med. Scienc. 1877) citirt; Taguet (Annal. med. psych. 1876).

2) Schenk, Mitth. a. d. embryolog. Institut in Wien 1880, H. IV.

Beobachtungen angestellt werden konnten. Es zeigte sich dabei, dass die verschiedenen, besonders die stärkeren Geruchsempfindungen auf die Gehörsempfindungen meistens erregend einwirken, auf subjektive Gehörsempfindungen beruhigend, zuweilen erregend; die verschiedenen Farbenempfindungen erfahren dabei bald eine Vermehrung, bald eine Verminderung ihrer Intensität, gleich den Geschmacks- und Tastempfindungen, welche beiden letztere in der Mehrzahl der Versuchspersonen im Momente der Geruchsempfindung eine Steigerung aufwiesen.

IV. Einfluss der Geschmacksempfindungen auf die übrigen Sinnesempfindungen.

Geschmacksempfindungen wirken auf die übrigen Sinne in vielen Fällen erregend, zuweilen abschwächend ein. Besonders deutlich zeigte sich an vielen Versuchspersonen eine derartige Beeinflussung an den Licht- und Farbenempfindungen; diese können durch schwache Geschmacksempfindungen vermindert, durch starke vermehrt werden, indess ein andermal keine Veränderung der Sehempfindungen erfolgt. Eine bestimmte Geschmacksart erweist sich zuweilen besonders erregend für Licht- und Farbenempfindungen, zuweilen nur für eine bestimmte Farbe.

Beispiele:

1. Salz, Sauer und Süss verdunkeln bei schwacher Einwirkung alle Farbenfelder, wobei besonders während der salzigen Geschmacksempfindung das blaue Feld als Schwarz erscheint; starke Geschmacksempfindungen von Salz, Sauer und Süss rufen dagegen eine Erhellung der Farbenfelder hervor. Bitter erregt die Farbenempfindungen in besonders auffälliger Weise, so dass dabei früher nicht erkennbare Farbenfelder nunmehr deutlich wahrnehmbar sind.

2. Bei vergleichsweiser Einstellung eines rothen und blauen Farbenfeldes findet während einer saueren Geschmacksempfindung für Roth und Blau eine gleich starke Aufhellung statt; Bitter bewirkt dagegen ein besonderes Hervortreten von Blau bis zur Abnahme des bitteren Geschmackes, womit wieder Roth und Blau in gleicher Intensität erscheinen.

3. Schwache Geschmacksempfindungen ausser Bitter verdunkeln die Farbenfelder, stark erhellen diese.

4. Von den chromatoptometrischen Tabellen des Dr. Bull, die aus 10 übereinander gelagerten und in ihrer Intensität stufenweise abnehmenden Farbenfeldern bestehen, erkennt die betreffende Versuchsperson nur die mit gesättigteren Farben ausgeführten unteren 3 Reihen; Süss lässt die nächst

obere 4. Reihe hervortreten, Salz die 5. Reihe und Essig noch zwei weitere Reihen, nämlich die 6. und 7. Reihe. Entgegen dem gewöhnlichen Verhalten erweist sich Chinin als schwach erregend u. z. ähnlich der süssen Geschmacksempfindung.

5. Von den „Pseudo-isochromatischen Tafeln für die Prüfung des Farbensinnes" von Dr. Stilling wird in Tafel I die aus rothen Feldern gebildete Zahl 5 nicht wahrgenommen. Erregungen von Gehörs-, Geruchs- und Temperaturempfindungen rufen nur eine unbedeutende Aufhellung des Gesichtsfeldes hervor; das Aufträufeln einiger Tropfen einer Chininlösung auf die Zunge lässt dagegen im ersten Momente ihrer Einwirkung die Zahl 5 deutlich hervortreten.

V. Einfluss der Tast- und Temperatur-Empfindungen auf die übrigen Sinnesempfindungen.

Ueber den Einfluss, den eine Erregung sensitiver Trigeminusfasern auf die verschiedenen Sinne zu nehmen vermag, habe ich bereits eine Reihe von Versuchen mitgetheilt[1]). Es erübrigt nur zu bemerken, dass eine Irritation der sensitiven Nerven im Allgemeinen die bereits geschilderten Veränderungen in den verschiedenen Sinnesempfindungen auszulösen vermag. Aus meinen diesbezüglichen neuen Untersuchungen möchte ich einige Beobachtungen betreffs der Farbenempfindungen besonders hervorheben:

1. Ein blaues und ein rothes Farbenfeld werden gleich deutlich gesehen; unmittelbar nach dem Eintauchen mehrerer Finger in kaltes Wasser hebt sich die Perception für Roth mehr als für Blau und sinkt nach Erwärmung der Finger wieder auf die frühere Intensitätsstufe hinab.

2. Unter den verschiedenen Farbenfeldern wird Gelb nicht wahrgenommen; beim Eintauchen der Finger in kaltes Wasser tritt das gelbe Farbenfeld deutlicher hervor und schwindet wieder einige Sekunden, nachdem die Finger aus dem Wasser herausgehoben sind.

3. Kälte- weniger Wärmeeinwirkung auf Hand, Hals oder Gesicht ruft eine gleichmässige Steigerung der Farbenempfindungen hervor, die mit Entfall der Temperatureinflüsse wieder schwindet.

Eigenthümlich gestalten sich die Wechselwirkungen zwischen Tast- und Temperaturempfindungen, indem an vielen Versuchspersonen durch intensive Kälte- oder Wärmeeinwirkung auf eine Körperstelle die Tastempfidlichkeit an einer anderen, von der ersteren entfernten Körperstelle herabgesetzt wird, indess eine Er-

1) S. Pflüger's Arch. 1883, Bd. 30 S. 129.

regung des Tastsinnes die Temperaturempfindungen häufig erhöht und seltener vermindert. So erleidet z. B. eine am Gesichte erregte Kitzelempfindung unmittelbar nach dem Eintauchen der Finger in sehr kaltes oder heisses Wasser eine zuweilen so beträchtliche Abnahme, dass dabei die Kitzelempfindung selbst ganz zurücktritt; wenn man dagegen die Hand in sehr kaltes oder sehr warmes Wasser taucht und dabei die Finger stets bewegt, so tritt im Momente einer Kitzelerregung z. B. an der Stirne in vielen Fällen eine Steigerung der Temperaturempfindung ein, so zwar, dass nunmehr das kalte Wasser kälter, das warme wärmer erscheint. Manchmal giebt sich eine Temperaturveränderung in anderer Weise zu erkennen, indem z. B. infolge einer Kitzelerregung eine scheinbare Temperaturerhöhung sowohl für warmes als auch für kaltes Wasser, oder wieder eine Temperaturerniedrigung ebenfalls für kaltes und warmes Wasser erfolgt; in einzelnen Fällen fand eine Abnahme der Wärmeempfindung und der Kältempfindung statt.

Aus allen den hier angeführten Beobachtungen tritt der Einfluss einer Sinneserregung auf die übrigen Sinnesempfindungen als allgemein giltiges physiologisches Gesetz deutlich hervor Dieser Einfluss zeigt sich einerseits abhängig von dem Sinnesgebiete von dem er ausgeht, nicht selten auch verschieden je nach der Intensität der ursprünglich erregten Sinnesempfindung, andererseits weist er individuelle Verschiedenheiten auf, wobei zuweilen an derselben Versuchsperson wiederholt angestellte Prüfungen verschiedene Resultate ergeben. Ich möchte noch besonders hervorheben, dass träge reagirende Individuen zuweilen auf die Versuche durch einige Zeit eingeübt werden müssen, um an ihnen auffälligere Reactionserscheinungen zu erhalten und dass ferner die Reactionsstärke zu verschiedenen Zeiten an demselben Individuum eine sehr verschiedene sein kann.

Der Nachweis vom physiologischen Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Sinnesempfindungen vermag wohl einiges Licht auf die Entstehung der Eingangs erwähnten Doppelempfindungen zu werfen. Immerhin besteht zwischen den hier mitgetheilten Wechselwirkungen und den sogenannten Doppelempfindungen der wesentliche Unterschied, dass es sich bei den letzteren um frei eintretende rein subjektive Empfindungen handelt, indess meine Beobachtungen die Veränderung objektiver Sinnesempfin-

dungen betreffen. Durch ein einfaches Verfahren ist es mir schliesslich gelungen, das allgemeine Vorkommen der von Nussbaumer geschilderten Doppelempfindungen nachzuweisen: Wenn man eine Versuchsperson auf eine weisse oder graue Fläche z. B. auf einen Bogen weissen Papiers blicken und Stimmgabeltöne auf ein Ohr kräftig einwirken lässt, so erscheinen binnen kurzer Zeit bei den meisten Versuchspersonen anfänglich graue Streifen, Linien oder Flecken am Papier, die gewöhnlich rasch vorüberziehen; kurz nach dem Auftreten dieser Erscheinung geben sich an einer oder mehreren Stellen der weissen Fläche farbige Punkte, Flecke oder Streifen zu erkennen, die ebenfalls schnell vorübereilen[1]) und wieder auftauchen; mitunter zeigt das ursprünglich weisse Gesichtsfeld in grösserer Ausdehnung eine bestimmte Farbe, ja es kann sich diese über die ganze weisse Fläche verbreiten. Die zuerst erschienene subjektive Farbe bleibt entweder während der ganzen Versuchsdauer unverändert, oder sie geht, und zwar in der Mehrzahl der Fälle, in andere Farben über. Unter meinen Versuchspersonen trat am häufigsten Gelb und Roth auf, gewöhnlich Gelb vor Roth; an vielen Individuen, darunter an mir erscheinen gleichzeitig mehrere oder sämmtliche Spectralfarben, welche letztere als Regenbogenstreifen, zuweilen an verschiedenen Stellen gleichzeitig auftauchen. Die einmal erregten Farbenempfindungen dauern spontan individuell verschieden lange, oft durch mehrere Minuten hindurch an und nehmen hierauf langsam ab, werden aber durch eine schwache Sinneserregung wieder auffällig verstärkt. Setzt man den Augen während dieser Farbenerscheinungen irgend ein farbiges Glas vor, so zeigt sich das Gesichtsfeld unbeeinflusst von der subjektiven Farbe entsprechend gefärbt, nach Wegnahme der Farbentafel von den Augen ist die subjektive Farbe gewöhnlich verschwunden, taucht aber meistens binnen einiger Sekunden wieder auf; auch der Anblick einer beliebigen objektiven Farbe

1) In einem Falle erschien die Richtung, in der sich ein rothes Photismos bewegte, abhängig von dem Auge, mit dem die Untersuchung stattfand u. z. sah jedesmal das rechte Auge das Photismos von rechts nach links, das linke Auge von links nach rechts über die Papierfläche vorüberfliegen; beim binoculären Sehen zeigte sich in der Mitte des Gesichtsfeldes ein unbeweglich bleibender rother Fleck. In einem anderen Falle sah das rechte Auge einen grünen Streifen nach links und gleichzeitig einen grauen Streifen nach rechts ziehen.

unterdrückt in der Regel das subjektive Farbenbild für einige Sekunden, gleichgiltig ob die der subjektiven Farbe entsprechende objektive Farbe betrachtet wurde oder irgend eine andere Farbe.

Die Intensität der hier geschilderten Photismen ist individuell sehr verschieden und auch an denselben Versuchspersonen zu verschiedenen Zeiten nicht immer gleich. In einzelnen Fällen sind Photismen überhaupt nicht hervorzurufen; doch können wiederholt vorgenommene Versuche manchmal ein positives Resultat ergeben. Es ist diesbezüglich zu bemerken, dass die Photismen zuweilen nur von dem einen Ohr auslösbar sind und selbst bei kräftiger Schalleinwirkung auf das andere Ohr nicht hervortreten; im Verlaufe eines Versuches kann sich dabei eine Art Transfert-Erscheinung zu erkennen geben, indem die Photismen eine Zeit lang z. B. nur vom rechten Ohr, später ausschliesslich vom linken Ohre ausgelöst werden können, hierauf wieder nur von der rechten Seite aus u. s. w. An einigen Personen traten solche Wechselerscheinungen betreffs verschiedener Farben ein, so zwar, dass beispielsweise einmal ein gelbes Photismos nur vom rechten Ohre, ein rothes nur vom linken Ohre aus erregt zu werden vermochte, während später umgekehrt die Gehörserregung am rechten Ohre ein rothes, am linken Ohre ein gelbes Photismos hervorrief. Manchmal ist nur von dem einen Ohr aus ein gefärbtes Photismos zu erzeugen, indess vom anderen Ohre aus gar keines oder nur ein graues hervorgerufen werden kann. In Fällen von schwer zu entwickelnden Photismen sind die Stimmgabeltöne, besonders höhere, beiden Ohren gleichzeitig durch mehrere Sekunden kräftig zuzuführen, wobei sich auch das Aufsetzen einer sehr stark schwingenden Stimmgabel an die Kopfknochen als wirksam erweist. Ein mattes, nicht glänzendes Gesichtsfeld, sowie kleine Unebenheiten an diesem begünstigen das Auftreten der Photismen und zwar entwickelen sich im letzteren Falle die subjektiven Farbenerscheinungen gewöhnlich zuerst an den Unebenheiten; verstärkt werden die Photismen merkwürdiger Weise sehr häufig durch Ausschluss eines Auges von dem Sehakte und durch möglichst geringe Accommodation. An anderen Versuchspersonen genügen schwache Töne, um den Beginn der Photismen einzuleiten, die sich dann, ohne weiteren äusseren Impuls, von selbst immer intensiver, an manchen Individuen durch eine beliebig lange Zeit, entwickeln; eine oder die andere Farbe kann dabei von einer aussergewöhnlichen Intensität und in einem

Toncharakter erscheinen, wie, nach der Behauptung einzelner Versuchspersonen, derartige Farbenerscheinungen objektiv nicht aufzutreten pflegen.

Ausser den Gehörsempfindungen vermag auch eine Erregung von Geruchs-, Geschmacks-, Tast- und Temperaturempfindungen Photismen auszulösen, ja diese können ohne besondere äussere Veranlassung anscheinend spontan eintreten, vielleicht durch den Sehakt selbst erregt. An vielen Personen, darunter auch an mir, erscheinen nämlich auf einer den Augen vorgehaltenen weissen oder grauen Fläche, gewöhnlich binnen einer Minute subjektive Farbenbilder, manchmal von derselben Intensität wie die Gehörs- und die durch die anderen Sinnesempfindungen erregten Photismen; ein andermal wieder bleiben die erst erwähnten Photismen in sehr geringer Intensität und erfahren erst durch weitere Sinneserregungen, besonders durch Gehörseindrücke eine auffällige Steigerung.

Beispiele:

1. Ein hoher Stimmgabelton ruft bei seiner Einwirkung auf das rechte Ohr ein gelbes Photismos, links ein graues hervor; desgleichen ein tiefer Ton; 3 Minuten später bewirkt ein hoher Ton nur graue Photismen, ein tiefer Ton vom rechten Ohr aus graue, vom linken gelbe Photismen, also umgekehrt wie bei dem früheren Versuche; 2 Minuten später sind sowohl rechts als links nur graue Photismen zu erregen, nach weiteren 3 Minuten ergibt eine Gehörserregung am rechten Ohr ein graues, am linken Ohr ein gelbes Photismos, das allmählich in Roth übergeht; durch 2 Minuten bleibt Roth vorherrschend und wird im Momente des Abblassens sowohl vom rechten als linken Ohr aus leicht wieder verstärkt, besonders durch hohe Töne; plötzlich vermögen hohe Töne das Verschwinden der subjektiven rothen Farbe nicht aufzuhalten, wohl aber noch tiefe Töne; später wirken wieder nur hohe und nicht tiefe Töne erregend ein. Auffällig in diesem Falle zeigt sich der schwankende Einfluss, den einerseits bald das rechte, bald das linke Ohr, andererseits einmal tiefe, ein andermal hohe Töne auf die Entstehung farbiger Photismen nehmen. Diese Erscheinung erinnert an die subjektiven Schwankungen, die an beiden Ohren betreffs der Intensität von acustischen Empfindungen stattfinden (s. dieses Archiv Bd. 27 S. 436).

2. Hohe und tiefe Stimmgabeltöne erregen am rechten Auge rosarothe, am linken Auge graue Photismen.

3. Vom rechten Ohr aus entstehen regenbogenfarbige Photismen, vom linken schwerhörigen Ohr selbst bei kräftiger Tonzuleitung keine Photismen; beim Ansetzen der tönenden Stimmgabel an die Kopfknochen erscheinen schwarze Flecke am vorgehaltenen weissen Papiere.

4. Nach Zuleitung eines tiefen Tones zu beiden Ohren erfolgt eine

zunehmende Erhellung des weissen Gesichtsfeldes, worauf dasselbe allmählich ganz roth erscheint; die rothe Farbe wird auch an den grauen Wandflächen des Zimmers beobachtet. Sobald jedoch die Versuchsperson auf irgend eine objektive Farbe sieht und hierauf wieder die weisse Papierfläche betrachtet, ist das rothe Photismos verschwunden, tritt jedoch nach einigen Sekunden in zunehmender Intensität wieder auf.

5. Hohe und tiefe Töne erzeugen röthliche Photismen; Geschmacks- und Tastsinnerregungen rufen sämmtliche Spectralfarben in Streifenform hervor.

6. Einige Sekunden nach Applikation einiger Essigtropfen auf die Zunge tritt eine scheinbare gelbe Färbung der weissen Papierfläche auf, die allmählich in Roth, Blau und schliesslich in intensives Violett übergeht, womit die Photismenerscheinung langsam abklingt.

Mit dem Nachweise physiologisch auftretender Photismen ist meiner Ansicht nach die Erklärung für die Eingangs erwähnten Doppelempfindungen von selbst gegeben, u. z. sind die durch Gehörs-, Geruchs-, Geschmacks- und Tastempfindungen, ja durch den Sehakt allein ausgelösten subjektiven Farbenerscheinungen nunmehr als rein physiologische aufzufassen. Für ein besonderes Phänomen ist in den Fällen von Nussbaumer u. A. nicht das Auftreten der Photismen überhaupt, sondern nur das durch bestimmte Töne veranlasste auffallend starke Hervortreten einer bestimmten Farbe zu betrachten, während sich sonst die subjektive Erscheinung einer Farbe, oder einer Reihe auf einander folgender Farben oder auch sämmtlicher Spectralfarben gleichzeitig, nur unter besonders günstigen Umständen bezw. unter einer besonderen Versuchsanordnung zu zeigen pflegt und dabei den verschiedenen Tönen gewöhnlich nicht besonders auffällig verschiedene Photismen zukommen.

Th. W. Engelmann:
I. Ueber Bacteriopurpurin und seine physiologische Bedeutung.
II. Ueber Blutfarbstoff als Mittel zur Untersuchung des Gaswechsels chromophyllhaltiger Pflanzen im Licht und Dunkel.

I. Ueber Bacteriopurpurin und seine physiologische Bedeutung.

In der Sitzung der k. Akademie der Wiss. zu Amsterdam vom 25. März 1882 habe ich ein rothes, bewegliches Bacterium beschrieben, das sich durch ein scharfes Unterscheidungsvermögen für Differenzen der Intensität und Wellenlänge des Lichts auszeichnete und deshalb Bact. photometricum genannt ward [1]). Verschiedene Thatsachen wiesen schon damals darauf hin, dass das Licht nur durch Vermittlung des rothen Farbstoffs die Bewegungen beeinflusse. Mangel an Material verhinderte jedoch nähere Prüfung dieser Vermuthung. Seit vergangenem Sommer verfüge ich nun über grosse Mengen von Bact. photometricum, auch erhielt ich durch die Güte der Herren E. Warming in Kopenhagen, S. Winogradsky in Strassburg, W. Zopf in Halle Süss- und Seewasserproben mit zahlreichen anderen rothen lebenden Schizomyceten, wodurch es mir möglich wurde, einige wichtige Lücken meiner früheren Untersuchung auszufüllen. Von den neuen Resultaten wünsche ich hier die wichtigsten mitzutheilen.

Die untersuchten Formen sind grössentheils bekannt und beschrieben als Bacterium photometricum, roseo-persicinum, rubescens, sulfuratum, Clathrocystis roseo-persicina, Monas Okeni, vinosa, Warmingii, Ophidomonas sanguinea, Rhabdomonas rosea, Spirillum violaceum. Ob sie zu einer oder zu verschiedenen Arten gehören, will ich unentschieden lassen. Alle gehören zu den unlängst durch Winogradsky (botan. Zeitg. 1887. Nr. 31—37) genauer untersuchten „Schwefelbacterien". Sie füllen sich nach Winogradsky's, von mir bestätigten Versuchen bei Anwesenheit freien Schwefelwasserstoffs mit Schwefelkörnchen und oxy-

1) Ausführliches hierüber s. Pflüger's Archiv Bd. XXX. 1883. S. 95.

diren diesen Schwefel zu Schwefelsäure. Alle sind durch einen im Protoplasma diffus vertheilten purpurähnlich rothen Farbstoff (Bacteriopurpurin, Ray Lancaster) gefärbt.

Alle nun verhalten sich, wie ich neuerdings fand, gegen Licht in der Hauptsache so, wie früher von mir für Bact. photometricum beschrieben ward. Der eigenthümliche Einfluss des Lichts ist nicht gebunden an die An- oder Abwesenheit von Schwefel oder Schwefelwasserstoff, sondern an die Gegenwart des Bacteriopurpurins. Ich schlage deshalb vor, diese Formen als „Purpurbacterien" von den farbstofffreien, auf Licht nicht reagirenden Schwefelbacterien zu unterscheiden. Von letzteren verglich ich hauptsächlich Beggiatoa alba und mirabilis.

Der Einfluss des Lichts äussert sich auf vielerlei Weise. Am meisten auffällig auf Schnelligkeit, Dauer und Richtung der freien Ortsbewegungen. Alle Formen zeigen z. B. die charakteristische „Schreckbewegung" beim Uebergang von Licht in Dunkel, und häufen sich demzufolge bei localer Beleuchtung des Tropfens im Lichte an. Diese Anhäufungen können fixirt werden. In der Sitzung der Akad. d. Wiss. vom 24. Dec. 1887 zeigte ich einige solcher „Bacteriogramme" von der Form eines B, W und Z.

Die absolute Empfindlichkeit für Licht hängt von vielerlei Umständen ab (Art, Individuum, Sauerstoffspannung, Schwefel- bez. Schwefelwasserstoffgehalt u. s. w.), worüber Näheres a. a. O. von mir mitgetheilt ward.

Im Spectrum von Sonnen-, Gas- oder electrischem Glühlicht häufen sich alle namentlich im Ultraroth auf, zwischen etwa λ 0.80 und 0.90 μ, weiter im Gelb bei 0.59, auch wohl im Grün zwischen 0,52 und 0.55. Aeusserst schwach wirkt das sichtbare Roth, nicht merklich das äussere Ultraroth (etwa jenseits λ 1,0 μ) und das Ultraviolett. Auch diese Ansammlungen können fixirt werden und zeigen dann das Bild des Absorptionsspectrum von Bacteriopurpurin mit seinen characteristischen dunklen Bändern. In der Sitzung vom 24. Dec. 1887 zeigte ich ein derartiges mittels Bact. photometricum erhaltenes „Bacteriospectrogramm".

Bei gleicher Energie wirken die Lichtstrahlen desto stärker auf die Bewegungen, je mehr sie vom Bacteriopurpurin absorbirt werden. Ich habe durch freundliche Vermittlung von Herrn W. H. Julius im physikalischen Institut zu Utrecht die Absorption im ultrarothen Theil mittels Langley's Bolometer untersucht und die früher nur vermuthete, äusserst starke Absorption der ultrarothen Strahlen zwischen etwa 0.80 und 0.90 μ Wellenlänge

gefunden. Als Beispiel des Verlaufs der Absorption diene die folgende Tabelle, in welcher die Stärke (i) des Lichts, welches durch eine sehr homogene etwa 0.005 μ dicke von unzähligen Individuen von Bact. photometricum gebildete Zoogloeamembran durchgelassen wurde, in Procenten des auffallenden Lichtes angegeben ist. Die Stellen, wo Absorptionsmaxima liegen, sind durch fette Schrift bezeichnet. Die Absorption im sichtbaren Theil des Spectrums wurde mittels des Mikrospectralphotometers gemessen.

λ	i	λ	i	λ	i	λ	i
1.60	94.4	0.70	69.0	0.58	28.0	0.51	9.5
1.40	94.8	06.8	75.0	0.57	28.5	**0.50**	**9.0**
1.00	78.3	0.66	80.0	0.56	28.0	0.48	9.5
0.95	69.5	0.64	84.0	0.55	18.0	0.46	12.0
0.90	44.2	0.62	77.0	0.54	11.0	0.44	17.5
0.85	**29.1**	0.60	40.0	**0.53**	**9.5**	0.42	21.5
0.80	30.0	**0.59**	**27.0**	0.52	10.5		

Die evidente Proportionalität zwischen Absorption und physiologischem Effect wies auf einen der Kohlenstoffassimilation durch Chromophyll analogen chemischen Process als primäre Lichtwirkung. Was mir früher mit ungenügendem Material nicht gelang, glückte jetzt: der Nachweis, dass die Purpurbacterien im Licht Sauerstoff ausscheiden. Dieser Nachweis wurde auf verschiedenen Wegen geliefert, u. a. durch Benutzung sehr empfindlicher, d. h. auf sehr niedrige Sauerstoffspannung abgestimmter Spirillen, Bacterien und Infusorien, und auch der Purpurbacterien selber als Reagentien auf freien Sauerstoff. Die wichtigsten Versuchsanordnungen wurden a. a. O. näher von mir beschrieben. Verschiedene Controlversuche bewiesen, dass der im Licht ausgeschiedene Stoff wirklich Sauerstoff war. Dies zu betonen erscheint wichtig mit Rücksicht auf die besonders durch Pfeffer näher bekannt gewordene Thatsache, dass Bacterien, Infusorien u. dgl. eventuell auch durch andere Stoffe als Sauerstoff angelockt werden können, ein Umstand der — wie unlängst bekanntlich geschah — zu dem bedenklichen Schlusse verleiten könnte, dass grüne Zellen gelegentlich auch im Dunkeln, sowie dass auch farblose Zellen Sauerstoff auszuscheiden vermögen. Ich habe bisher keinen hierher gehörigen Fall kennen gelernt, der eine strengere experimentelle Kritik ausgehalten hätte. Auch farbstofffreie Schwefelbacterien entwickelten unter keinen Umständen freien Sauerstoff.

Es ergab sich ferner bei Culturversuchen im Grossen wie im Kleinen, dass Entwickelung, Wachsthum, Vermehrung der Purpurschizomyceten auf die Dauer nur im Lichte mög-

lich sind, ebenfalls im Gegensatz zu farblosen Schwefelbacterien.

Ueberhaupt ist die Sauerstoffausscheidung absolut gebunden an die Gegenwart des Bacteriopurpurin im lebendigen Protoplasma. Sie steht jedoch wie beim Chlorophyll, in keinem einfachen Verhältniss zur Sättigung des Plasma mit dem Farbstoff. In jedem einzelnen Falle ist sie aber, soweit sich feststellen lässt, für die verschiedenen Wellenlängen der absorbirten Energie des Lichts proportional. Ultraroth (Gas- oder Sonnenlicht, durch Jod in Schwefelkohlenstoff aller sichtbaren Strahlen beraubt, oder reines spectrales Ultraroth zwischen etwa 0.80 und 0.90 μ Wellenlänge) wirkte nur wenig schwächer wie das vollständige gemischte Licht. Das sichtbare Roth, das äussere Ultraroth, Violett und Ultraviolett gaben, wenigstens im Spectrum von concentrirtem Gaslicht, keinen deutlichen Effect.

Bacteriopurpurin ist also ein echtes Chromophyll. Wahrscheinlich im Allgemeinen nicht ein einfacher chemischer Körper, sondern ein Gemisch, ebenso wie andere Chromophylle (Chlorophyll, Diatomin, Rhodophyll u. a.) unterscheidet es sich jedoch von letzteren allen sehr auffällig durch das Fehlen des grünen Bestandtheils (Chlorophyllin, Reinchlorophyll, Kyanophyll der Autoren), welcher früher als der einzige Träger des Assimilationsvermögens der Pflanzen betrachtet wurde. Es zeigt sich also aufs Neue und in höchst schlagender Weise bestätigt, dass Sauerstoffausscheidung im Licht auch durch nichtgrüne Farbstoffe und durch jede Art von Wellenlängen zu Stande gebracht werden kann und dass sie in jedem Falle für die verschiedenen Wellenlängen der absorbirten Energie des Lichts proportional ist.

II. Ueber Blutfarbstoff als Mittel, um den Gaswechsel von Pflanzen im Licht und Dunkel zu unterscheiden.

Bei den Versuchen, Ausscheidung freien Sauerstoffs durch die Purpurbacterien direct nachzuweisen, kam ich auf den Gedanken, hierfür vom Haemoglobin Gebrauch zu machen.

Das Princip dieser Methode ist nicht neu, wie ich anfangs meinte. Hoppe-Seyler zeigte im Jahre 1879 (Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. II S. 425), dass ein Stück lebender Wasserpest (Elodea canadensis) in verdünntem faulendem Blut in luftdicht verschlossenem Gefässe

directem Sonnenlicht ausgesetzt, die venöse Farbe der Lösung in die arterielle überführt, während im Dunkeln die venöse allmählich zurückkehrt. Das Princip, welches diesem, wie es scheint den Pflanzenphysiologen ganz unbekannt gebliebenen, schönen Versuche zu Grunde liegt, kann eine sehr vielfache und fruchtbare Anwendung finden.

Ich habe mich überzeugt, dass schon eine einzige mikroskopisch kleine Zelle unter günstigen Bedingungen zu einer deutlichen Reaction genügen kann. Doch erreicht die Empfindlichkeit des Verfahrens bei weitem nicht die der Bacterienmethode.

Brachte ich einen chlorophyllreichen Faden von Spirogyra von etwa 0.1 mm Dicke und 1 cm Länge unter das Deckglas in einen Tropfen wenig oder nicht verdünnten defibrinirten Rinderblutes, das durch einen Strom Wasserstoff oder Kohlensäure eine deutlich venöse Farbe angenommen hatte, und liess das Präparat nun in hellem diffusem Tageslicht liegen, so färbte sich innerhalb 10—15 Minuten die unmittelbare Umgebung des grünen Fadens bis auf $^1/_2$, 1 ja 2 mm Entfernung hell arteriell roth. Im directen Sonnenlicht bedurfte es nur eines Bruchtheils einer Minute. Die Grenze zwischen der dunklen venösen und der hellen arteriellen Farbe war so scharf, dass sie bis auf weniger als 0.1 mm genau im Mikroskop bestimmt werden konnte. Im Dunkel kehrte die venöse Farbe in etwa derselben Zeit zurück. — Bei localer intensiver Erleuchtung nur einer einzelnen Zelle oder (eines nicht zu kleinen) Theils einer Zelle bildete sich nur um die erleuchtete grüne Stelle ein hellrother Hof.

Sehr schön können die O-ausscheidung im Licht und die O-absorption im Dunkel mittelst des Spectraloculars, besser noch des Mikrospectralphotometers, verfolgt werden. Man sieht dann, wie bei Erleuchtung der Zelle (Gaslicht oder electrisches Glühlicht genügen) an Stelle des dunkeln Absorptionsbandes des O-freien Haemoglobins allmählich die beiden dunklen Bänder des O-haemoglobins auftreten. Die Veränderung beginnt oft schon nach 10—20 Secunden merklich zu werden. Sie tritt ausnahmslos zuerst unmittelbar an der Oberfläche der Zelle, an der Aussenseite der Zellmembran auf und breitet sich von hier seitlich aus. Wenn es noch eines Beweises bedürfte, dass der Sauerstoff als solcher, und zwar in inactiver Form, aus der lebenden Zelle austritt, so würde er hier in anschaulichster, zwingendster Art geliefert sein.

Im Dunkeln kehrt das Haemoglobinband allmählich zurück. Häufig ist es in unmittelbarer Nähe der Zelle schon wieder deut-

lich, während in einiger Entfernung noch die beiden Bänder des O-haemoglobin sichtbar sind: ein gleichfalls höchst anschaulicher Beweis, dass die grünen Zellen im Dunkeln Sauerstoff zehren, und zwar mehr als das Blut selbst.

Die Schärfe und das ziemlich lange Sichtbarbleiben der Grenze von arterieller und venöser Färbung auch bei etwas veränderter Beleuchtung liessen hoffen, dass die Methode sich besonders eignen würde, um den ungleichen Effect der verschiedenen Strahlen des Spectrums auf die O-ausscheidung unmittelbar, und schon dem blossen Auge, anschaulich zu machen. Die Erwartung wurde nicht getäuscht.

Ich projicirte auf einen unter dem Deckglas in venösem Blut befindlichen geraden Spirogyrafaden ein Spectrum von etwa 1 cm Länge vom Licht eines Sugg'schen Brenners von 50 Kerzen Stärke. Nach 15 Minuten war ein deutlicher Effect sichtbar: die Grenze zwischen arterieller und venöser Färbung fing an der Stelle wo der grüne Faden im äussersten sichtbaren Roth gelegen hatte an, sich vom Faden wie von einer Abscisse zu erheben, erreichte die grösste Ordinatenhöhe (etwa 1 mm) schon im Roth etwa bei C und sank von hier ziemlich schnell, so dass sie schon im Anfang des Grün den Faden wieder berührte.

Im Spectrum directen Sonnenlichts konnte ich wegen des anhaltend trüben Himmels der letzten Monate nur noch wenige Versuche machen. Doch habe ich mit voller Sicherheit schon constatiren können, dass die stärker brechbaren Strahlen hier relativ weit stärker wirken, als im Gaslichtspectrum. Das Maximum lag bei Benutzung von Spirogyrafäden und nicht zu grosser Spaltweite ungefähr in der Mitte des sichtbaren Roths, nicht im Orange oder Gelb. Sehr schwach, niemals stärker als im Blaugrün oder Blau, war die Wirkung im Grün zwischen D und E. Zwei Mal konnte bereits deutlich ein zweites kleineres Maximum im Blaugrün constatirt werden. Noch im Violett war ein schwacher Effect bemerkbar.

Ich bezweifele nicht, dass auch Pflanzen mit rothem, gelbem, braunem u. s. w. Chromophyll auf diese Weise charakteristische „Haematospectrogramme" der Sauerstoffausscheidung geben werden. Auch das Verfahren der successiven Beobachtung, welches bei Benutzung der Bacterienmethode so werthvolle Dienste leistete, wird angewandt und auch auf diese Weise der Zusammenhang zwischen assimilatorischem Effect und Wellenlänge bis zu einem gewissen Grade quantitativ festgestellt werden können.

Nähere Mittheilungen hierüber behalte ich mir vor.

(Aus dem thierphysiologischen Laboratorium der landwirthschaftlichen Hochschule.)

Ueber die Regulation der Athmung

von

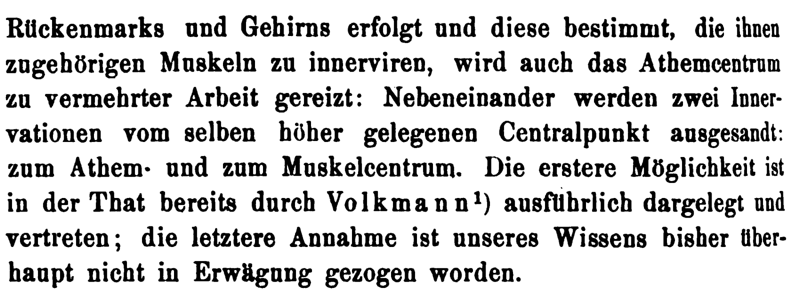
J. Geppert und **N. Zuntz.**

Capitel I.

Einleitung.

Wir sind bei unsern Untersuchungen von einer Thatsache ausgegangen, die so allgemein bekannt ist, dass sie keines Beweises bedarf; von der Thatsache, dass Muskelarbeit, in welcher Form immer sie auftritt, mit Verstärkung der Respiration einhergeht. Wie es so häufig bei Thatsachen geht, die einem jeden geläufig sind, hat man kaum nach dem ursächlichen Zusammenhange gefragt. Man hat sich offenbar bei der Erkenntniss beruhigt, dass hier eine eminent zweckmässige Regulation vorliegt. Die verstärkte Athmung schafft den in vermehrtem Maasse gebrauchten Sauerstoff herbei und entfernt die bei der Arbeit übermässig gebildete Kohlensäure. Warum sie verstärkt sei? diese Frage ist, soviel uns bekannt, noch niemals präcise gestellt, geschweige ernsthaft in Angriff genommen worden. Und doch führt schon allein diese scharfe Fragestellung zu dem Zweifel, ob die bisher sicher gestellten Thatsachen genügen um sie zu beantworten.

Eine Reizung des Athemcentrums ist auf zwei Wegen möglich: Entweder das Blut, welches die centralen Ganglien umspült, erfährt eine Veränderung physikalischer oder chemischer Natur, oder die Reizung wird durch Nervenfasern, welche in das Athemcentrum führen, diesem zugeleitet. Letzteres könnte in zweifacher Weise geschehen: 1) könnten die arbeitenden Organe durch centripetal führende Bahnen mit dem Athemcentrum verbunden sein, die Veränderung, welche der Muskel bei der Arbeit erleidet, würde reizend auf die in ihm enthaltenen Endigungen dieser Nervenfasern, und damit auf das Athemcentrum wirken; oder aber 2) im selben Moment, wo der Antrieb auf die tieferen Ganglien des



Rückenmarks und Gehirns erfolgt und diese bestimmt, die ihnen zugehörigen Muskeln zu innerviren, wird auch das Athemcentrum zu vermehrter Arbeit gereizt: Nebeneinander werden zwei Innervationen vom selben höher gelegenen Centralpunkt ausgesandt: zum Athem- und zum Muskelcentrum. Die erstere Möglichkeit ist in der That bereits durch Volkmann[1]) ausführlich dargelegt und vertreten; die letztere Annahme ist unseres Wissens bisher überhaupt nicht in Erwägung gezogen worden.

Wenn sich aber darthuen liesse, dass die Reizung des Athemcentrums bei der Arbeit nicht auf nervösem Wege zu Stande komme, dann bliebe nur die Annahme einer Veränderung des Blutes übrig. Diese Veränderung könnte physikalischer oder chemischer Natur sein. Im ersteren Falle kommt wohl nur die Temperatursteigerung des Blutes durch die Muskelarbeit in Frage, diese Steigerung ist aber nicht ausreichend, um eine kräftige Einwirkung auf die Athmung zu erklären; sie ist häufig gar nicht nachweisbar und tritt jedenfalls viel später auf, als die Athemsteigerung bemerkbar wird. Ist die Veränderung des Blutes chemischer Natur, so kann entweder das Verhältniss der im Blut befindlichen Stoffe zu einander ein anderes werden, der eine Stoff kann in grösserer, der andere in geringerer Menge als normal im Blut enthalten sein, oder aber es werden dem Blut in den arbeitenden Organen neue Stoffe beigemischt.

Die Physiologie hat bisher nur die erstere Möglichkeit in Betracht gezogen und auch diese nur in beschränktem Masse:

---

1) Es erscheint uns nicht überflüssig, an dieser Stelle hervorzuheben, dass die Untersuchungen, welche zum Aufgeben der Volkmann'schen Anschauung und zu der Lehre, dass die Centralapparate der ausschliessliche Angriffspunkt der Athemreize seien, Anlass gegeben haben, nicht ganz hinreichend sind, um diese letztere Lehre zu beweisen. — Wohl ist durch Rosenthal (Arch. f. Anat. und Physiol. 1865, S. 191) in Widerlegung der Experimente von Rach erwiesen worden, dass auch nach vollständiger Abtrennung aller centripetaler Bahnen die Athemthätigkeit andauert, dass diese also durch centrale Reize allein unterhalten werden kann. Wie stark aber diese centralen Reize waren, relativ zu dem erzielten Effecte, darüber ist von Rosenthal nichts ermittelt. Die vor kurzem erschienenen umfassenden Studien von Marckwald (Zeitschrift für Biologie Bd. 23, S. 1) zeigen, dass die Athemmechanik nach Ausführung der Rach'schen Operation constant aufs tiefste alterirt ist (s. Näheres in der folgenden Arbeit von Loewy).

Man ist nämlich stets geneigt gewesen, vermehrte Athemthätigkeit auf eine Veränderung der Blutgase des arteriellen Blutes zu beziehen: Vermehrter Kohlensäure- und verminderter Sauerstoff-Gehalt des arteriellen Blutes waren die Momente, an welche Physiologen und Pathologen stets geneigt waren zu appelliren, wenn es sich um die Ursachen der Dyspnöe handelte.

Für den Fall der Muskelarbeit ist aber bisher nur ein einziges Mal der Versuch unternommen worden, auf experimenteller Basis diese Anschauungen zu prüfen, und zwar von Mathieu und Urbain[1]). Ehe es möglich ist, in unseren Ausführungen weiter zu gehen, müssen wir diese Arbeit einer eingehenden Kritik unterziehen. Ihre wesentlichen für uns in Betracht kommenden Werthe finden sich l. c. S. 463 und 464. Die Sauerstoffzahlen der Autoren sind nicht die analytisch gefundenen, sondern durch eine Correctur, auf deren Werth wir sofort eingehen werden, aus diesen abgeleitet. Die wirklichen analytischen Daten, welche wir aus gleich zu erörternden Gründen für die einzig in Betracht kommenden halten, fügen wir in einer besonderen Columne bei.

Tabelle I.

Blutgase bei Ruhe und Arbeit nach Mathieu und Urbain.

Datum.	Sauerstoff gefunden.	Sauerstoff corrigirt.	Kohlensäure	Verhalten des Thieres.
5. XII. 69.	14,91	—	42,45	Ruhe.
9. I. 70	19,33	—	51,17	Arbeit.
31. III. 70.	22,25	22,25	46,75	Ruhe.
	23,00	24,25	54,00	Arbeit.
3. V. 70.	24,41	24,41	49,74	Ruhe.
	23,63	24,88	40,98	Arbeit.
	22,19	24,44	49,27	Ruhe.
	21,83	24,83	35,33	Arbeit.
6. VIII. 71.	23,48	—	49,07	Ruhe.
20. VIII. 71.	24,18	—	45,81	Arbeit.

1) Mathieu und Urbain Des gaz du sang; Arch. de Physiol. norm. und patholog. IV. 1871—72.

Datum.	Sauerstoff gefunden.	Sauerstoff corrigirt.	Kohlen-säure.	Verhalten des Thieres.
7. V. 71.	20,00	20,00	45,24	Ruhe.
	17,80	19,05	42,92	Arbeit.
	18,53	20,78	47,53	Ruhe.
21. VI. 71.	22,79	22,79	45,58	Ruhe.
	22,33	23,58	37,86	Arbeit.
	20,48	23,73	40,72	Ruhe.

Zu ihrer Correctur der analytisch gefundenen Sauerstoffwerthe kommen Mathieu und Urbain auf folgendem Wege.

Sie glauben constatirt zu haben, dass beim zweiten Aderlass von 20 cc das Blut, wenn sonstige Eingriffe nicht stattgefunden, um 1,25 %, beim dritten um 2,25 %, beim vierten um 3 % ärmer an Sauerstoff gefunden werde, als bei dem ersten und sie addiren demnach unterschiedslos zu den bei späteren Aderlässen gefundenen Sauerstoffwerthen diese Correction. Es leuchtet von vorne herein ein, dass eine solche Correctur auf absolut falschen Voraussetzungen beruht. Denn alle anderen Beobachter (Ludwigs Schüler, Pflüger und seine Schüler, P. Bert, wir selbst bei Gelegenheit früherer Arbeiten), stimmen darin überein, dass so geringe Aderlässe überhaupt keinen sicher nachweisbaren Einfluss auf die Blutgase ausüben.

Wir haben demgemäss für den Sauerstoffgehalt die wirklich gefundenen Werthe wieder eingesetzt. Ein Blick auf die so restaurirte Tabelle zeigt, dass bei der Arbeit Sauerstoff und Kohlensäuregehalt des Blutes bald vermehrt, bald vermindert gefunden werden.

Wäre dies Resultat einwandfrei, so würde es beweisen, dass es keine constante Beziehung zwischen Muskelarbeit und Gasen des arteriellen Blutes giebt, indessen scheinen uns die Resultate, welche in obiger Tabelle zusammengestellt sind, nicht hinreichend sicher zu sein, um überhaupt etwas aus ihnen zu schliessen. Man kann sich nämlich beim Lesen der Arbeit dem Eindruck nicht entziehen, dass die Autoren über Fehlerquellen, welche bei einer solchen Untersuchung in Betracht kommen, nicht genügend orientirt waren, ganz abgesehen davon, dass sie zuweilen Versuchsanordnungen

wählen, welche gar nicht die Frage, welche sie sich vorgelegt hatten, zu beantworten im Stande sind [1]).

Zunächst muss in dieser Beziehung angeführt werden, dass die Verfasser nicht controllirt haben, wie gross die Fehlergrenzen ihrer analytischen Methoden sind. Sie machen überhaupt keine Angaben über diese Methoden. Wenn dieselben identisch mit den sonst von französischen Physiologen (Cl. Bernard, Paul Bert etc.) bei Blutgasanalysen angewendeten wären, so würde dieser Umstand allein genügen, um die Schwankungen des Sauerstoffgehalts bei Ruhe und Arbeit zu erklären (vgl. Fränkel und Geppert, Wirkungen der verdünnten Luft. Berlin 1883 p. 24).

Was sie von ihrem Verfahren genauer beschreiben, ist auch nicht geeignet das Vertrauen in ihre Resultate zu erhöhen. Sie messen das zu analysirende Blutvolumen indem sie es aus der Arterie in einen vorher evacuirten, zwischen zwei Hähnen eingeschlossenen Messraum von circa 20 cc Inhalt eintreten lassen. Jeder, der einmal Blut in einen luftleeren Raum hat einfliessen sehen, weiss, dass es darin sofort mächtig aufschäumt, so dass der Raum immer nur mit einem Gemisch von Blut und Schaum sich füllen kann. Die Menge des Schaumes aber wird sehr variiren, je nach der Einströmungsgeschwindigkeit des Blutes, seinem Gasgehalt und seiner Temperatur. — Dagegen, dass die Verf. mehrere Blutportionen in demselben Kolben ohne zwischen geschobene Reinigung desselben entgasen, wäre wohl nichts einzuwenden, wenn die Entgasung jedesmal eine vollständige wäre, d. h. wenn die Verf. höchstens Spuren von fest gebundener Kohlensäure im Blute zurückliessen. Sie finden aber am Schlusse jeder grösseren Serie erhebliche Mengen Kohlensäure, welche nach Säurezusatz frei wird und vertheilen die CO_2-Menge auf die einzelnen Versuche einer Serie gleichmässig, wobei jeder Portion Mengen von nicht weniger als 2,65 % CO_2 zukommen.

Diese gleichmässige Vertheilung ist aber nicht nur willkürlich, sondern sicher falsch, wie das aus Pflügers diesbezüglichen

1) Es gehört eigentlich nicht in das Bereich unserer Arbeit, ist aber sehr charakteristisch, dass die Verfasser den Effect von Barometerschwankungen auf die Blutgase dadurch ergründen wollen, dass sie nicht die ganzen Thiere in comprimirte oder verdünnte Luft bringen, sondern dieselben nur mittels einer Schnauzenkappe comprimirte oder verdünnte Luft athmen lassen.

Experimenten hervorgeht [1]). Dass die Verfasser überhaupt so grosse Mengen fest gebundener Kohlensäure fanden (bis über 8 %) zeigt, wie unvollkommen ihre Auspumpungen waren. So ist es denn nicht zu verwundern, dass Mathieu und Urbain zu Resultaten kamen, welche mit unzweifelhaft constatirten Factis im Widerspruch stehen. Wir haben schon das angebliche Sinken des Blutsauerstoffs nach kleinen Aderlässen berührt. Aehnlich bedenklich ist die Behauptung, dass eine Vergleichung des Sauerstoffs im Blute der grossen und kleineren Arterien in letzterem ein deutliches Minus ergebe — ferner die Angabe, dass Schmerz eine Verminderung des Blutsauerstoffs bewirke. Wir werden in dieser Arbeit noch ausführlicher zu zeigen haben, dass das Gegentheil richtig ist. Demnach müssen wir constatiren, dass auf dem Wege der Blutanalyse bisher Sicheres über den Einfluss der Muskelarbeit auf die Gase des arteriellen Blutes nicht vorliegt.

Ebenso unsicher, wie die directen Daten sind alle Schlüsse, welche man auf indirectem Wege auf die Beschaffenheit der arteriellen Blutgase bei der Muskelarbeit zu machen versucht sein könnte. Zu derartigen indirecten Schlüssen ladet in erster Linie die Vermehrung der Oxydationsprocesse ein.

Wenn man auch vielleicht auf Grund dieser Thatsache annehmen kann, dass das Blut venöser in die Lungen eintritt, als normal, so folgt noch keineswegs der weitere Schluss, dass es dieselben auch weniger arterialisirt verlasse. Man möge nur die enorm verstärkte Ventilation in Betracht ziehen, um sich zu sagen, dass keine directe Beziehung zwischen dem Gasgehalt der beiden Blutarten zu bestehen braucht.

In einer viel innigeren Beziehung als zu dem gesammten Gaswechsel stehen die Gase des arteriellen Blutes offenbar zu dem Gasgemisch, welches in den Lungenalveolen enthalten ist und damit auch zu der Exspirationsluft. Zunächst besteht nun aber keine einfache Proportionalität zwischen der Zusammensetzung der Alveolenluft und der Exspirationsluft. Letztere stellt eine Mischung der Alveolenluft mit wenig veränderter atmosphärischer, welche sich in den zuführenden Luftwegen befand, dar. Bei flacher Athmung ist dieser letztere Antheil procentisch sehr erheblich, bei tieferer tritt er mehr in den Hintergrund.

---

1) S. E. Pflügers Abhandl. Die Kohlensäure des Blutes (Bonn 1864).

Aber auch wenn wir die Zusammensetzung der Alveolenluft exakt kennen würden, bliebe noch zu beweisen, dass absoluter Spannungsausgleich zwischen arteriellem Blute und Alveolenluft zu Stande kommt.

Wir dürfen demgemäss dahin resumiren, dass es bisher weder auf directem noch auf indirectem Wege möglich ist eine exakte Vorstellung von der durch Arbeit bedingten Veränderung in der Zusammensetzung der arteriellen Blutgase zu gewinnen. Damit ist also die Frage, ob die verstärkte Athmung bei der Muskelthätigkeit aus einer Veränderung der Blutgase ableitbar sei, als eine offene zu betrachten.

Wir möchten unsererseits von vorne herein die folgende teleologische Betrachtung für mindestens ebenso berechtigt halten, als die bisher besprochenen Möglichkeiten: Es wäre jedenfalls eine sehr unzweckmässige Art der Regulation (worauf inzwischen auch Miescher-Rüsch aufmerksam gemacht hat), wenn die Verarmung des arteriellen Blutes an Sauerstoff der Grund der Dyspnoe bei Muskelthätigkeit wäre: Ein Minus an Sauerstoff würde dann gerade zu der Zeit vorhanden sein, wo ein Plus recht erwünscht wäre. Selbstverständlich bedarf auch diese teleologische Anschauung einer genauen experimentellen Prüfung.

Resumiren wir zum Schluss, so müssen wir constatiren, dass die Wege, auf welchen die Reizungen bei der durch Muskelarbeit hervorgerufenen Athemsteigerung zum Respirationscentrum gelangen, unbekannt sind. Ob nervöse Bahnen oder das Blut diese Steigerung vermitteln, das zu ergründen war das nächste Ziel, welches wir uns steckten.

Capitel II.

Das Blut als Träger der Athmungsreize.

Eine Entscheidung der im letzten Satze des vorigen Capitels präcisirten Frage, muss sich ergeben, wenn es gelingt, Muskelthätigkeit hervorzurufen, ohne dass gleichzeitig auf nervösem Wege Reize zum Athemcentrum gelangen können. — Diese Forderung lässt sich durch eine einfache Versuchsanordnung erfüllen. — Muskelaction ohne Impuls von Seiten des Centralnervensystems lässt sich durch electrische Reizung der Muskeln oder der motorischen Nerven erzielen. Sämmtliche centripetal laufenden Innervationen lassen sich durch Rückenmarkstrennung in geeigneter Höhe vollkommen aus-

schliessen. — Diese Erwägung führte auf die den zunächst zu beschreibenden Experimenten gemeinschaftliche Versuchsanordnung. — Vor allen Dingen musste eine scharfe Messung der Ventilationsgrösse möglich sein. Die bequemste und für lange Versuchsperioden verwendbarste Messungsmethode ist die mittelst der Gasuhr. Die Widerstände in derselben sind minimal, die Angaben bei sorgfältiger Aichung höchst zuverlässig. Der Gebrauch der Gasuhr beim Versuch ist sehr einfach. Das Thier wird tracheotomirt, eine gabelförmige Canüle in die Trachea eingebunden und durch leicht gehende Ventile In- und Exspirationsluft geschieden. Die letztere geht durch die Gasuhr. Als Ventile dienten Dünndarmstücke von Kaninchen, welche in ähnlicher Weise, wie dies Speck angegeben hat, verwendet wurden. Sie schliessen sehr sicher und bieten fast gar keinen Widerstand. Untersucht man nach dieser Methode den Einfluss des electrischen Tetanus der Hinterextremitäten nach Trennung des Brustmarks auf die Athmung, so gewinnt man leicht die Ueberzeugung, dass eine erhebliche Steigerung der Athmung unter dem Einflusse derartiger Muskelarbeit stattfindet. Mit dieser einfachen Thatsache war aber noch nicht viel gewonnen. Man konnte ihr den Einwand entgegenhalten, dass dieselbe Arbeit bei intacter Nervenleitung eine sehr viel grössere Steigerung der Ventilation zu Wege gebracht hätte. Dieser Einwand lässt sich nur dann prüfen, wenn man nicht nur die Steigerung der Ventilation, sondern auch die Muskelarbeit, welche dieselbe bedingt, quantitativ misst.

Eine mechanische Messung scheint unmöglich wegen des mannigfachen Spiels von Antagonisten, welches bei der willkürlichen Thätigkeit in ganz anderer Weise als bei electrischem Tetanus in Action tritt. Einfach dagegen und mit der übrigen Versuchsanordnung leicht combinirbar ist eine Messung der Muskelthätigkeit durch ihre Einwirkung auf den Gaswechsel des Gesammtorganismus. Analysirt man nämlich Durschschnittsproben der vom Thiere exspirirten Luft, so geben diese zusammen mit der Ventilationsgrösse den Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäureausscheidung des Thieres. Die Zusammensetzung der Exspirationsluft gestattet dann noch einen directeren Schluss auf die Regulirung der Athmung. Wir können aus ihr nämlich entnehmen, ob die gesteigerte Ventilation dem gewachsenen Bedarf entspricht, ob sie hinter ihm zurückbleibt oder ihn übercompensirt. Im ersten Falle

bleibt die Zusammensetzung der Exspirationsluft unverändert, im zweiten wird sie ärmer an Sauerstoff, reicher an Kohlensäure, im dritten ändert sie sich in entgegengesetzter Richtung.

Die technische Ausführung der Versuche gestaltete sich folgendermaassen. Der in der Trachea steckende Schenkel der T-förmigen Canüle ist von dünnstem Glase gefertigt, alle übrigen Theile der Röhrenleitung haben mindestens die doppelte Weite der Trachea Die Schläuche werden durch eingelegte Drahtspiralen am Einknicken gehindert; die Darmventile müssen stets gut durchfeuchtet gehalten werden. Die Entnahme der zu analysirenden Proben der Exspirationsluft darf nicht zu nahe der Trachealcanüle erfolgen und die Capacität des Röhrentheils, aus welchem sie geschöpft wird, muss das Volumen einer Exspiration übertreffen. Die Absaugung dieser Probe geschah durch einen Quecksilberbehälter, aus welchem das Metall langsam und gleichmässig abfloss, wobei ein Hahn die Geschwindigkeit reguliren liess. Natürlich konnte mittels dieser einfachen Methode nur von einer Periode annähernd gleichmässiger Athmung eine brauchbare Durchschnittsprobe gewonnen werden. Die Gleichmässigkeit der Athmung wurde durch Beobachtung der Gasuhr controlirt. Um indessen streng proportionale Bruchtheile der geathmeten Luft zur Analyse zu erhalten, bedienten wir uns später einer etwas complicirteren Vorrichtung, deren Construction wir Herrn Dr. Lehmann verdanken. Auf der Axe der Gasuhr, welche sonst den Zeiger trägt und welche nach Durchtritt von 10 Litres Gas sich einmal umdreht, wurde eine sorgfältig centrirte Pappscheibe angebracht. Dieselbe trägt an ihrer Peripherie 50 radial stehende Platindrähte, welche mit einander durch einen Staniolstreif verbunden sind. Dieser Staniolstreif steht seinerseits durch die Axe der Gasuhr in leitender Verbindung mit dem einen Pole einer zweigliedrigen Bunsen'schen Kette. Der Strom wird geschlossen in dem Moment, wo eines der Platindrähtchen in das Quecksilber eines wohl isolirt unterhalb der Pappscheibe angebrachten kleinen Quecksilberbassins eintaucht. Jede Schliessung des Stroms, welche nach dem Gesagten erfolgt, sobald 200 cc Athemluft die Gasuhr passirt haben, bewirkt Anziehung eines Ankers durch einen Electromagneten. Der Anker ist mit einem Hebel verbunden, dessen anderes Ende als Arretirung in ein Zahnrad eingreift. Um die Axe dieses Zahnrades ist ein Faden aufgerollt, an dessen freiem Ende ein Quecksilbergefäss hängt, welches mit

dem 70 cm hohen, überall gleich weiten Glascylinder, welcher zum Sammeln der Gasproben dient, durch einen Kautschukschlauch communicirt. Jede Schliessung des Stroms bewirkt Sinken des Quecksilbergefässes um ein gleiches Stück und damit Einsaugen von stets derselben Luftmenge in den Sammelcylinder. Um das Gefälle und damit das Abfliessen des Quecksilbers absolut gleichmässig zu erhalten, mündet die Ausflussröhre nicht am Boden der Füllkugel, sondern durchsetzt denselben und endet erst über dem höchsten Stande, welchen das Quecksilber einnehmen kann. An der Röhre, durch welche das Quecksilber aus der Gasburette in die Füllkugel abfliesst, ist ein Hahn angebracht, durch dessen Einstellung die Passage soweit verengt wird, dass das Quecksilber nicht ruckweise, sondern annähernd stetig ausfliesst [1]).

Wollten wir die Protokolle der Versuche, welche jetzt zu discutiren sind, in der ursprünglichen Form geben, so würden die langen Zahlenreihen die Uebersicht allzu sehr erschweren. Wir haben es daher vorgezogen, hier nur die wichtigsten Mittelwerthe und einige Auszüge aus den Tabellen abzudrucken [2]).

Diesen Auszügen müssen wir eine kurze Erläuterung vorausschicken.

Beobachtet man die Athmung eines ruhigen Thieres, so sieht man deren Grösse in gesetzmässiger Weise um einen bestimmten Mittelwerth schwanken [3]). Die einzelnen Athemgrössen, jede $^1/_3$ oder $^1/_2$ Minute gemessen, gruppiren sich um dies Mittel so, dass die ihm nächsten Werthe am häufigsten, die entfernteren seltener vorkommen. Wir geben als Beispiel folgende Tabelle,

1) Dies Verfahren ist mit einigen, sich von selbst ergebenden Aenderungen sehr geeignet zur Untersuchung des Gaswechsels beim Menschen, und hierzu bereits von uns benutzt worden (vgl. Geppert, Untersuchungen über die Respiration bei Emphysema pulmonum, Charité - Annalen Bd. IX, p. 283. Derselbe, Archiv für experimentelle Pathol. und Pharmak. Die Einwirkung des Alcohols auf den Gaswechsel des Menschen Bd. 22, p. 367. Lehmann und Zuntz, Berl. klin. Wochenschr. 1887, Nr. 24).

2) Wir geben für die an der Gasuhr abgelesenen Athemgrössen nur die unmittelbar gewonnenen Zahlen, ohne dieselben auf 0° und 760 mm zu reduciren, da es sich immer um Vergleichung von Zahlen handelt, die bei gleichem Druck und gleicher Temperatur gewonnen waren.

3) Siehe auch Mosso, Arch. Italiennes de biologie: la respiration périodique et la respiration superflue ou de luxe und Archiv f. (Anatomie und) Physiologie 1886 Suppl. S. 37.

welche angibt, wie häufig bei einem ruhig athmenden Thiere unter 75 continuirlichen Einzelbeobachtungen die am Kopf der Tabelle notirte Athemgrösse pr. $^1/_2$ Minute beobachtet wurde.

Zahl der Fälle	1	1	7	7	23	11	15	4	1	3	2
Athemgrösse	700	750	800	850	900	950	1000	1050	1100	1150	1200

Wir begannen den Versuch immer erst dann, wenn wir uns von einer derartigen relativen Constanz der Werthe, wie sie dieses Beispiel zeigt, überzeugt hatten. Um unsere Auszüge nicht zu weitläufig zu machen, geben wir deshalb immer nur eine beschränkte Anzahl von Ruhewerthen, welche dicht vor dem fraglichen Eingriff aufgenommen wurden und bemerken ein für alle Male, dass dieselben mit den längere Zeit vorher aufgenommenen Werthen übereinstimmten.

Jede Beunruhigung des Thieres unterbricht den gesetzmässigen Verlauf und verräth sich daher durch häufigeres Auftreten extremer Werthe.

Die gleich folgenden Tabellen geben ausser der Ventilationsgrösse auch die Zusammensetzung der Athemgase. Der hier benutzte Begriff „Sauerstoffdeficit“ bedarf einer kurzen Erklärung. Der Sauerstoffgehalt der Exspirationsluft giebt nicht ohne weiteres an, wieviel Sauerstoff aus der Inspirationsluft verschwunden ist, und zwar deshalb nicht, weil das Quantum der Exspirationsluft dem der Inspirationsluft nicht gleich ist, beide Gase wasserfrei gedacht. In der Regel wird das Volumen der Exspirationsluft kleiner sein, weil mehr Sauerstoff aufgenommen, als Kohlensäure ausgeschieden wird. Unverändert bleibt nur die Menge des Stickstoffs. Wir können demgemäss unter Zugrundelegung der constanten Relation von Stickstoff zu Sauerstoff in der atmosphärischen Luft die Menge des eingeathmeten Sauerstoffs aus dem Stickstoff der Exspirationsluft berechnen. Wir haben die Zahl für letzteren einfach mit jener Constanten $\frac{20,93}{79,07}$ zu multipliciren. Die Differenz der so berechneten und der in der Exspirationsluft gefundenen Sauerstoffzahl ergiebt das S a u e r s t o f f d e f i c i t, das heisst, diejenige Sauerstoffmenge, welche je 100 cc Exspirationsluft in der Lunge zurückgelassen haben. Diese Zahl mit der Athemgrösse (genauer Exspirationsgrösse) multiplicirt gibt den Sauerstoffverbrauch des Thieres pr. Minute.

Die Kenntniss der procentischen Zusammensetzung der Athemluft führt nicht nur zur Ermittelung der Grösse des Gaswechsels, sie gibt uns zugleich das Mittel die Leistungen des Athemapparates für die Ventilation des Thierkörpers in den verschiedenen Stadien des Versuchs zu vergleichen, wie schon oben auseinandergesetzt wurde.

Versuch I 17. 9. 83.

Messung der Athmung bei Ruhe und Arbeit des abgetrennten hintern Körpersegments; junger Hund von 2100 gr Gewicht wird 9^h15 aufgebunden, tracheotomirt, in Aethernarcose das Rückenmark in der Höhe der neunten Rippe ohne Blutung durchgetrennt (Section ergiebt vollständige Trennung). Gleich nach der Operation bestehen Schwanzreflexe, 9^h40, nachdem alles vollendet, T. 37,9. Das Thier kommt bis 10^h35 in einen Wärmekasten von 36° C., wird dann herausgenommen und mit Watte bedeckt, T. 38,6. — Von 10^h55 ab Athmung durch Ventile und Gasuhr. Sehr lebhafte Schwanzreflexe. Die Ablesungen der Athemgrösse beginnen 11^h4.

Tabelle II.

Zeit.	Der Athmung			In der Exspirationsluft Prozente.				Resp.-Quotient.	pro Kilo u. Minute. cc. (0° 76 cm.)		
				Sauerstoff							
	Grösse.	Frequenz.	Tiefe.	gefund.	Deficit.	Stickstoff.	Kohlensäure.		O-Verbr.	CO_2-Prod.	
11^h37—45	1012	66	13,0	16,32	4,23	79,92	3,77	0,89	20,4	18,2	Ruhe.
12^h48—50½	2148	—	—	17,46	3,60	79,43	3,11	0,86	36,8	31,8	Tetanus.
1^h8—17	863	60	14,4	16,03	5,24	80,02	3,94	0,75	21,6	16,2	Ruhe.
5 Min.[1]) Dauer	1326	—	—	16,67	4,67	80,28	3,06	0,66	29,5	19,3	Tetanus[1])

Da dies der erste Versuch war, bei welchem wir durch Analyse einer abgesaugten Luftprobe den Gaswechsel bestimmten, haben wir am folgenden Tage zur Controle der Methode noch eine Anzahl directer Bestimmungen des Sauerstoffverbauchs bei Ruhe und Arbeit mit Hülfe d. u. A. ds. Arch. 32 p. 224 ff beschriebenen Quecksilberspirometers gemacht. Vorher hatten wir das Thier etwa

1) Zeit nicht notirt, ca. 1 Stunde nach der vorigen Reizung.

2 Stunden lang an der Gasuhr beobachtet und constatirt, dass die Athemgrösse, sowohl bei Ruhe als beim Tetanus ähnliche Werthe zeigte, wie am Tage vorher.

Wir fanden auf die Minute und das Kilo Thiergewicht reducirt folgende Werthe:

Tabelle III.

Zeit.	O-Verbrauch p. Kilo u. Min.	Zustand des Thieres.
1^h 6—16	21,7	Ruhe.
1^h 16—22	26,0	Ruhe.
1^h 22—29	35,9	Tetanus.
1^h 29—34	21,7	Ruhe.
1^h 34—42	17,6	Ruhe.
1^h 42—47	41,2	Tetanus.

Versuch II 20. 9. 83.

Anderer junger Hund, 2100 g schwer, wird wie im vorigen Versuche vorbereitet. Geringe Blutung bei der Rückenmarkstrennung. Dauer der Operationen $^3/_4$ Stunden, beendet 9^h 15, T = 36,4, kommt in den Wärmekasten bis 10^h 20, T = 39,1.

10^h 51 beginnt Messung der Athmung.

Tabelle IV.

Zeit.	Der Athmung			In der Expirationsluft Procente.				Resp.-Quotient.	Sauerstoff-Verbrauch.	CO_2-Product.	
	Grösse.	Frequenz.	Tiefe.	Sauerstoff gefund.	Sauerstoff Deficit.	Stickstoff.	Kohlensäure.		(cc. 0° 76 cm.)	(cc. 0° 76 cm.)	
10^h51—11^h37	709	43	16,5	15,91	5,48	80,68	3,40	0,62	18,50	11,49	Ruhe.
11^h38—41	1217	54	22,4	16,66	4,55	80,00	3,32	0,73	26,38	19,24	Arbeit.

Am folgenden Tage wurden dieselben Versuche an dem durch Morphium narcotisirten Thiere wiederholt. Näheres darüber später.

Versuch III 27. 9. 84.

Kaninchen von 1750 g. Rückenmark am 12. Brustwirbel durchschnitten, tracheotomirt. Operation im gewärmten Raume, danach T = 38,8, 10h45 Verbindung mit der Gasuhr. Die Tetani werden intermittirend, je 5 bis 10 Sec. dauernd, 3 bis 4 Mal in der Minute erzeugt.

Tabelle V.

Zeit.	Athemgrösse.	In der Expirationsluft Procente. Sauerstoff gefund.	Deficit.	Stickstoff.	Kohlensäure.	Resp.-Quotient.	pr. Kilo und Minute. O-Verbr.	CO_2-Prod.	
11h 0—8	1281	18,03	2,75	78,37	3,60	1,31	20,08	26,33	Tetanus.
11h 9½—12	940	18,29	2,60	78,77	2,94	1,13	13,97	15,79	Nachwirkung.
11h 44—56	482	16,46	4,73	79,90	3,64	0,77	13,03	10,03	Ruhe.

Der Versuch wird fortgesetzt nach Durchschneidung der Vagi und Sympathici am Halse, wovon später.

Um die Art der Einwirkung, welche die vom Willen des Thieres unabhängige und seiner Wahrnehmung entzogene Muskelarbeit auf die Respiration ausübt, genauer zu präcisiren, geben wir hier noch eine Anzahl Auszüge der notirten Athemgrössen aus den eben mitgetheilten Versuchen.

Aus Versuch 1.
Athemgrösse pr. ½ Minute.

1) Ruhe: 410, 440, 340, 550, 570, 450, 440, 420.
Tetanus: 860, 1270, 1060, 1250, 930.
Nach Aussetzen des Tetanus: 640, 570, 470, 480, 480, 520, 460, 440, 410 390, 480, 410.
2) Ruhe: 500, 470, 480, 370, 530, 540, 460.
Tetanus: 490, 950, 900, 710, 620, 650, 620, 560, 530, 600.
Nach Aussetzen des Tetanus: 510, 430, 460, 400, 420, 500, 470.
3) Ruhe: 500, 470, 430.
Tetanus: 950, 1000, 930, 720, 660, 640, 580.
Nach Aussetzen des Tetanus: 520, 520, 380, 420, 400.
4) Ruhe: 540, 400, 400, 450, 500.
Tetanus: 730, 1150, 1150, 1420, 1450, 1350, 1100, 1100, 1160.

Nach Aussetzen des Tetanus: 920, 700, 590, 530, 580, 570, 500, 430.

5) Ruhe: 430, 430, 510, 430, 420, 440.
Tetanus: 900, 1870, 790.
Nach Aussetzen des Tetanus: 640, 500, 460.

6) Ruhe: 400, 410, 430.
Tetanus: 1170, 1000, 1050, 890, 960, 1040, 860, 1050, 830.
Nach Aussetzen des Tetanus: 610, 460, 480, 360, 460, 420.

Aus Versuch 2.

Athemgrösse pr. $^1/_8$ Minute.

1) Ruhe: 160, 160, 150, 160, 150.
Tetanus: 210, 270, 120, 310, 320, 270, 260, 250.
Nach Aussetzen des Tetanus: 230, 250, 200, 190, 250, 210, 220, 200, 180, 170, 180, 170, 160, 170.

2) Ruhe: 110, 120, 110, 130, 100, 120.
Tetanus: 160, 190, 180, 160, 200, 190, 180, 190.
Nach Aussetzen des Tetanus: 170, 200 (beginnende Unruhe des Thieres unterbricht die weitere Beobachtung).

Aus Versuch 3.

Athemgrösse pr. $^1/_2$ Minute.

1) Ruhe: 480, 570, 490, 440, 460, 500, 480, 520.
Tetanus: 750, 1030, 1270, 1450, 1300, 1350, 1250, 1350, 1250.
Nach Aussetzen des Tetanus: 1250, 1000, 950, 870, 970, 960, 840, 710, 750, 660, 640, 600, 640, 610, 500, 500, 550, 540, 560, 500, 500, 570, 570, 500, 500, 460, 500, 520, 470, 450, 440.

In diesem Versuche beim Kaninchen dauert es viel länger, als bei den Hunden, ehe die Athmung nach dem Tetanus zur Norm zurückgekehrt. Wir werden später bei Besprechung der Blutgase auf diesen Unterschied zurückkommen.

Die eben mitgetheilten Versuche geben uns eine feste Basis zur Deutung der bei Muskelarbeit auftretenden Steigerung der Athmung. Sie zeigen, dass diese Steigerung unabhängig ist von der nervösen Verbindung der thätigen Muskeln mit den Athemcentren. Die Veränderung, welche die Athmung in unseren Versuchen durch die Muskelthätigkeit erlitten hat, ist demgemäss ausschliesslich auf Reizwirkung des veränderten Blutes zu beziehen.

Man muss sich jetzt fragen, in wieweit das Ergebniss unserer Versuche sich auch quantitativ mit den normalen Vorgängen bei der Muskelthätigkeit deckt. Zu diesem Zwecke untersuchten

wir Athemgrösse und Respirationsgase eines normal athmenden Thieres.

Um hierbei accessorische Erregungen des Athemcentrums durch Gemüthsbewegungen und sensible Reize möglichst auszuschliessen, wählten wir folgende Versuchsanordnung:

Ein grosser, auf Ziehen eines Wagens dressirter Hund wurde tracheotomirt. Dicht an der Trachealcanüle gabelte sich das Rohr in 2 Leitungen für In- und Exspiration, welche zu passenden, auf dem Rücken des Thieres gelagerten, sehr leicht spielenden Kautschukventilen führten. Die Leitungswege waren weite, durch eingelegte Drahtspiralen am Knicken gehinderte Kautschukschläuche. Die Exspirationsleitung mündete in eine leere Flasche von 2 Liter Gehalt, aus welcher die Proben zur Analyse geschöpft wurden. Hinter der Flasche war ein zweites Kautschukventil angebracht. Die inspirirte Luft ging durch eine trockene Gasuhr. Der Hund war in einen Wagen gespannt, auf welchem die Gasuhr und Zubehör placirt waren. Der Wagen war so belastet, dass das Thier sich tüchtig anstrengen musste, um ihn zu ziehen. Das Thier war gewohnt mit dieser Last dem Diener zu folgen, ohne dass es besonderer Anreize bedurfte.

Folgende Tabelle enthält die wichtigsten Daten:

Tabelle VI.

Zeit.	Der Athmung			In der Expirationsluft Prozente.				Resp.-Quotient.	Sauerstoff-Verbrauch.	Kohlensäure-Production.	Zustand des Thieres.
				Sauerstoff							
	Grösse.	Frequenz.	Tiefe.	gefund.	Deficit.	Stickstoff.	Kohlensäure.				
1h5—10	5600	17	329	16,49	4,64	79,68	3,83	0,82	260	214	Ruhe.
35—39	19200	—	—	16,94	4,25	79,91	3,15	0,74	816	604,8	Arbeit.
2h6—12	5150	16	322	16,32	4,94	80,17	3,51	0,71	255	181	Ruhe.
2h 25—29	17200	54	319	16,65	4,67	80,39	2,96	0,63	803	509	Arbeit[1].
2h55½—56¼	6600	23	287	16,69	4,47	79,82	3,49	0,78	295	230	Nachwirkung der Arbeit[2].

1) Der Hund hat vor Beginn der Probenahme schon 5 Minuten in gleicher Weise gearbeitet und in dieser Zeit pr. Minute 15800 cc Luft geathmet.

2) Das Thier hatte von 2h 50 bis 55 gearbeitet und pr. Minute 20000 cc geathmet bei einer Frequenz von 76—86.

Die Steigerung der Athemthätigkeit bei diesem Versuche zeigt ungefähr denselben Werth, wie bei den stärksten durch Tetanisiren erzeugten Effecten. Der Parallelismus beider Versuchsreihen wird noch evidenter, wenn wir die Beschaffenheit der Exspirationsgase in Betracht ziehen. Es zeigt sich in beiden Reihen Sinken des Sauerstoffdeficits und des Kohlensäuregehalts der Exspirationsluft, d. h. die Ventilation ist derart gesteigert, dass sie trotz der erhöhten Anforderungen relativ mehr leistet, als in der Ruhe. Wir sind demgemäss berechtigt, die Effecte der Muskelaction auf die Athmung, welche wir durch künstliche Reizung erzielt hatten, den normalen nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ gleichzustellen. Die Volkmann'sche Hypothese, dass die Athemthätigkeit durch Vermittlung centripetaler Nerven vom Ort des Athembedürfnisses aus angeregt werde, ist durch diese Versuche zum ersten Male definitiv widerlegt. — Ebenso widerlegt ist die Annahme, welche wir in der Einleitung als möglich hinstellten, dass eine Miterregung des Athemcentrums bei der willkürlichen Innervation der Muskeln die Steigerung der Athemgrösse bedinge. Um den Parallelismus zwischen Muskelarbeit (deren Maass der Sauerstoffverbrauch ist) und Athemgrösse in beiden Versuchsreihen klarer hervortreten zu lassen, geben wir noch folgende Tabelle.

Tabelle VII.

Vergleich der Wirkung willkürlicher und unbewusster Muskelarbeit auf Athemgrösse und Zusammensetzung der Exspirationsluft.

a) Willkührliche Arbeit.

Sauerstoffdeficit.		CO_2-Gehalt.		Procentische Zunahme bei der Arbeit	
Ruhe.	Arbeit.	Ruhe.	Arbeit.	der Athemgrösse.	des O-Verbrauchs.
4,64	4,25	3,83	3,15	245	214
4,94	4,67	3,51	2,96	234	215
b) Unbewusste Arbeit.					
4,23	3,60	3,77	3,11	112	80
5,24	4,67	3,94	3,06	54	37
5,48	4,55	3,40	3,32	72	42

Es war nunmehr leicht eine Probe auf die Richtigkeit unserer Erklärung, dass das Blut der Träger der Athemreize ist, zu machen. Hemmt man während des Tetanus die Blutcirculation durch die thätigen Mukeln, so muss der Effect des Tetanus auf die Athmung ausbleiben. Die reizenden Stoffe werden aber trotzdem bei der Muskelaction entstehen und müssen ihren Effect ausüben, wenn sie nach Freigeben der Circulation durch das Blut weggeführt werden.

Die Schlaffheit der Bauchdecken bei den operirten Thieren gestattete eine absolut sichere Digitalcompression der Aorta abdominalis, deren Vollkommenheit durch Verschwinden des Pulses an der Femoralis leicht nachweisbar ist.

Wir finden so im Laufe der Versuchsreihe II folgende Werthe für die Athemgrösse pr. $^1/_3$ Minute.

1) Vor der Compression:	220, 180, 140, 140, 170; Mittel 170
Während der Compression und des Tetanus:	200, 180, 170, 180, 220, 200; Mittel 192
Nach Aufhören des Tetanus und Freigeben der Circulat.:	320, **370**, 310, 230, 200, 180, 170.
2) Vor der Compression:	180, 180, 220, 210.
Während der Compression und des Tetanus:	200, 180, 190, 180, 190.
Nach Aufhören der Reizung:	170.
Nach Freigeben der Circulation:	200, **320**, 240, 240, 210, 200.

Aus Versuch V vom 5. Oct. 1883

einen jungen Hund, der wie in Versuch 1 und 2 operirt war, betreffend, gehören hierher folgende Daten: Die Athemgrösse wird jede halbe Minute abgelesen:

1) Vor der Compression:	490, 380, 430, 460, 540, 400, 450, 410, 480, 300, 390.
Während der Compression und schwachem Tetanus	510, 520, 410, 420, 370.
Nach Aufhören des Tetanus bei fortdauernder Compression:	490.

Nach Aufhören der Compression	**550**, 500, 380, 430, 490.
2) Vor der Compression:	370, 320, 340, 390, 330, 370, 430, 350.
Während der Compression und Tetanus:	360, 330, 370, 390, 400, 380.
Nach Aufhören des Tetanus:	380.
Nach Aufhören der Compression:	490, 470, 400, **600**[1]), 430, 440, 460 300, 410.

Derselbe Hund, welcher die Beobachtungsreihe II geliefert hatte, wurde am folgenden Tage 21. 9. 83 in mässig tiefer Morphiumnarcose, welche die Erregbarkeit des Athemcentrums merklich herabgesetzt hatte, beobachtet und dabei folgende hierher gehörige Zahlenreihen gewonnen (Athemgrösse pr. $^1/_8$ Minute).

1) Vor der Compression:	130, 110, 100, 100, 90, 150 (Bewegung), 120, 110, 100, 100, 80.
Während der Compression und Tetanus:	100, 110, 130, 80.
Nach Aufhören des Tetanus und der Compression:	160, 210, 160, 150, 130, 150 (Bewegung des Kopfes, vorher und nachher absolute Ruhe), 120, 120, 100, 110, 100, 90, 110, 110, 110.
2) 2 Minuten später:	110, 110, 100, 120.
Während Compression und Tetanus:	90, 100, 110.
Nach Aufhören des Tetanus:	110.
Nach Aufhören der Compression:	160, 130, 220 (Unruhe des Kopfes, in den folgenden Perioden wieder absolute Ruhe), 150, 150, 120, 120, 110, 130, 130, 120, 120.

Vorstehende 6 Versuche genügen zum Beweise, dass die Steigerung der Athmung durch den Tetanus ausbleibt, wenn die Blutcirculation unterbrochen ist und nachträglich zu Stande kommt, sobald die vorher tetanisirten Muskeln durchströmt werden. Wenn die Ausschläge der Athmung nach Freigebung der Circulation nicht

1) Absolute Ruhe des Thieres ist ausdrücklich im Protokoll betont.

so gross sind, wie man sie nach normalem Tetanus sieht, so liegt dies einfach in der raschen Abschwächung der Muskelleistung bei mangelndem Blutstrom. Wir verweisen in dieser Hinsicht auf die Versuche von Alex. Schmidt, Meade Smith u. A.

Gegen diese Versuche lässt sich noch der Einwand erheben, dass die plötzliche Druckänderung in der Aorta oder sonstige mit dem Freigeben der Circulation verbundene Momente die Steigerung der Athmung veranlasst haben. In diesem Falle müsste Freigebung der Circulation nach einfacher Compression der Aorta denselben Effect haben. Dies ist nicht der Fall, wie folgende Zahlen beweisen:

Aus Versuch II vom 20. 9. 83.

Vor der Compression:	240, 190, 340, 300, 280, 260, 240, 290.
Während „ „	340, 290, 320.
Nach „ „	340, 260, 280, 250.

Aus Versuch II vom 21. 9. 83 (Morphiumnarcose).

Vor der Compression:	100, 130, 100, 100, 100.
Während „ „	100, 100, 130 (Unruhe), 70, 100, 100, 80, 110, 100, 80.
Nach „ „	120, 120, 120, 120, 120, 110, 130 (Leichte sensible Reizung vorn), 110, 110, 120.

Aus Versuch V vom 5. 10. 83.

1) Vor der Compression:	470, 420, 420, 420, 440, 550, 470, 450, 380.
Während „ „	430, 410, 420, 440, 400, 380.
Nach „ „	420, 470, 480, 500, 450.
2) Vor der Compression:	360, 360, 320, 330, 390, 340, 380.
Während „ „	400, 370, 340, 320, 320, 330, 360.
Nach „ „	350, 370, 350, 330.

Die Compressionsversuche geben uns noch das Mittel den naheliegenden Einwand zu entkräften, dass die Erschütterung des Thieres beim Tetanus Einfluss auf die Vermehrung der Athmung gehabt habe. Selbstverständlich haben wir uns gegen derartige Einwirkungen nach Möglichkeit geschützt, indem wir die Wirbelsäule während des Tetanus mit den Händen so fixirten, dass die Fortpflanzung der Erschütterung auf den Vorderkörper verhindert war. Als Beweis, dass die Fixation ihren Zweck er-

füllte, diente die vollkommene Indifferenz des Vorderthieres gegen das Einsetzen des Tetanus. Wenn sich Unruhe ausnahmsweise geltend machte, wurde der Versuch eliminirt. Den schlagenden Beweis, dass es auf diesem Wege gelingt, das Vorderthier in vollkommener Unkenntniss der Vorgänge in den hintern Extremitäten zu erhalten, liefern eben die Compressionsversuche. So lange die Aorta geschlossen bleibt, tritt trotz des Tetanus keine Steigerung der Athmung ein.

Es ist nunmehr bewiesen, dass das Blut der Träger der verstärkten Athemreize bei der Muskelaction ist. Die weitere Frage ist, an welchem Punkte greifen diese Reize an? Es können hier nur ernstlich in Frage kommen die Nervenendigungen in der Lunge und die Respirationscentren.

Capitel III.

Ermittelung des Ortes, an welchem das Blut seine reizende Wirkung entfaltet.

Aus der eben angestellten Erwägung ergiebt sich die Nothwendigkeit, zu prüfen, in wiefern etwa die sensiblen Nervenendigungen in der Lunge Antheil an dem Resultate unserer Versuche haben möchten. Als Bahnen für diese sensiblen Nerven kommen in erster Linie die Vagi und Sympathici am Halse in Betracht. Man muss aber auch an die Möglichkeit denken, dass vielleicht durch die Rami communicantes wirksame Fasern in den Brusttheil des Rückenmarks eintreten. Die erstere Möglichkeit ist mehrfach ernstlich discutirt worden. Traube[1]) hat wohl zuerst behauptet, dass die Vagusendungen in der Lunge durch Kohlensäure erregbar seien. Da indessen seine Befunde sich ohne Zuhülfenahme einer Reizwirkung der CO_2 aus dem veränderten Effect der künstlichen Ventilation vor und nach Vagusdurchschneidung vollkommen erklären, können wir von ihnen absehen. Eine andere in gleichem Sinne gedeutete Thatsache verdanken wir Berns[2]); dieser fand, dass schon der erste Athemzug aus einem reine CO_2 enthaltenden

1) Ges. Beiträge I, S. 293.

2) Onderzoekingen uit het Physiolog. Laborat. der Utrecht'sche Hoogschool, 2 R. III, p. 76.

Gasbehälter stark vertieft ist, und dass sich an diese primäre Wirkung die bekannte aus der Bereicherung des Blutes an CO_2 abzuleitende Vertiefung der Athmung anschliesst. Diese primäre Wirkung blieb nach Vagusdurchschneidung aus. Knoll hat die Angaben von Berns nicht verificiren können, in jüngster Zeit aber sind sie von Gad[1]) bestätigt worden. Da es zur Demonstration dieser Wirkung der Einathmung reiner Kohlensäure bedarf, wird man nicht geneigt sein, der relativ geringen Vermehrung der CO_2 im venösen Blute, wie sie bei Muskelarbeit auftritt, eine ähnliche Wirkung zuzuschreiben. Dabei sehen wir ganz ab von der sehr nahe liegenden Möglichkeit, dass die Reizwirkung im Berns'-schen Experiment von der Tracheal- und Bronchialschleimhaut allein ausgelöst wird, d. h. von jenen Stellen der Luftwege, mit welchen das venöse Blut überhaupt nicht in Berührung kommt. Unsere eigenen Experimente zeigen, dass Vagustrennung die Wirkung unbewusster Muskelarbeit unverändert fortbestehen lässt. Mit der Vagusdurchschneidung verbanden wir die der Sympathici und Recurrentes, da es denkbar schien, dass auch in ihrer Bahn sensible Lungenfasern verlaufen.

Versuch IIIa.

Nachdem im Versuch III die p. 202 mitgetheilten Ergebnisse gewonnen waren, wurden die Vagi, Sympathici und Laryngei recurrentes Mittags 12h22 auf beiden Seiten nahe der oberen Thoraxapertur durchschnitten. Temp. des Thieres 39,3. — Folgende Tabelle giebt die analytischen Daten.

Tabelle VIII.

Zeit.	Athemgrösse.	Sauerstoff.		Stickstoff.	Kohlensäure.	Resp.-Quotient.	pro Kilo u. Minute.		Zustand des Thieres.
		gefund.	Deficit.				O-Verbr.	CO_2 Prod.	
11h 44—56	482	16,46	4,73	79,90	3,64	0,77	13,03	10,03	Ruhe bei intacten Halsnerven.
1 23—32	1095	18,71	2,13	78,61	2,68	1,25	13,34	16,69	Tetanus nach Durchschneiden d. Vagi etc.
1h 55—2h 8.	585	17,28	3,92	79,95	2,77	0,71	13,10	9,26	Ruhe.

1) Gad, Verhandl. der Berl. Physiol. Ges. 1886, S. 7.

Versuch VI 28. 4. 84.

Weibliches Kaninchen wiegt ca. 3700 g, Temp. Vm. 9h 38,8 aufgebunden, tracheotomirt, rechts Vagus und Sympathicus, links nur Vagus durchschnitten (durch die Section festgestellt). — 10h 10 Rückenmark am 12. Brustwirbel ohne Blutung durchgetrennt. Temp. des Thieres 11h 0 = 37,1, 3h 30 = 37,6.

Tabelle IX.

Zeit.	Athemgrösse.	Sauerstoff gefund.	Sauerstoff Deficit.	Stickstoff.	Kohlensäure.	Resp.-Quotient.	pr. Kilo u. Minte. O-Verbr.	pr. Kilo u. Minte. CO_2-Prod.	Verhalten des Thieres.
12h 11—26	1050	—	—	—	2,91	—	—	8,2	Ruhe
12h 35—40	1820	17,64	3,40	79,34	3,02	0,89	16,7	14,8	Tetanus
1h 52—2h 5	1134	17,18	4,12	80,34	2,48	0,60	12,6	7,6	Ruhe
2h 25—34	2318	18,32	2,79	79,59	2,18	0,78	17,5	13,6	Tetanus
2h 51—3h 0	1142	17,21	4,05	80,17	2,62	0,65	12,5	8,1	Ruhe
3h 16—19	1796	17,72	3,35	79,45	2,83	0,84	16,2	13,7	Nachwirk. direct nach 7 Min. langem Tetanus

Zu diesen Versuchen gehört noch die folgende Uebersicht des Verlaufs der Athmung.

Versuch IIIa nach durchschnittenen Vagis.
Athemgrösse pr. Minute.

Ruhe: 500, 460, 480, 560, 590, 510, 600, 540, 600, 480, 700.
Tetanus: 680, 920, 1020, 1350, 1150, 1200, 1100, 1100, 1180.
Nach Aussetzen des Tetanus: 890, 920, 830, 910, 750, 1000, 820, 860, 810, 830, 820, 730, 830, 700, 620, 560, 680, 660, 550, 600, 700, 650, 610, 590, 650, 650, 570, 560, 570.

Versuch VI Vagi beiderseits, Sympathicus rechts durchschnitten.
Athemgrösse pr. 1/2 Minute.

1) Ruhe: 590, 510, 510, 510, 450, 540, 560, 550.
Tetanus: 450, 650, 700, 770, 780, 1050, 950, 1100, 1400, 1350.
Nach Aussetzen des Tetanus: Unruhe des Thieres.
2) Ruhe: 740, 640, 640, 680, 650, 700, 720.
Tetanus: 880, 800, 800, 980, 920, 1050, 1090, 1140, 1220, 1350, 1250, 1300, 1400, 1300, 1320.

Nach Aussetzen des Tetanus: 1400, 1280, 1350, 1250, 1160, 1220, 1120, 1100, 1000, 900, 990, 910, 700, 1030, 720, 800, 880, 770, 700, 780, 720.

3) Ruhe: 570, 530, 600, 700, 650, 580, 520.

Tetanus: 780, 800, 670, 700, 850, 1000, 1100, 1300, 1650, 1400, 1450, 1200, 1500, 1350, 1500, 1400.

Nach Aussetzen des Tetanus: 1400, 1350, 1300, 1400, 1200, 1300, 1150, 1080, 920, 960, 990, 850, 880, 870, 750, 780, 820, 720, 720, 740, 670, 650, 630, 750, 650, 620, 670, 680, 660, 440, 650, 730, 520, 500, 600.

4) Ruhe: 560, 480, 470, 420, 510, 500, 500, 500.

Tetanus: 600, 660, 690, 620, 630, 900, 970, 880, 900, 1050, 1000, 1100, 1000.

Nach Aussetzen des Tetanus: 900, 980, 910, 930, 900, 790, 860, 800, 750, 670, 680, 590, 560, 600, 580.

Diese beiden Versuchsreihen genügen zum Beweise, dass der Effect der unwillkürlichen Muskelarbeit auf die Athmung nach Durchschneidung der Vagi unverändert bleibt. In Capitel V wird noch speciell für die Kohlensäureinhalation nachgewiesen werden, dass auch sie vor und nach Vagusdurchschneidung in gleichem Maasse die Athmung anregt und dass daher eine specielle Wirkung der CO_2 in den Lungen innerhalb der physiologisch in Betracht kommenden Tensionsgrenzen nicht anzunehmen ist.

Wir glaubten aber auch noch die zweite oben (p. 209) erörterte Möglichkeit, dass nämlich noch andere Bahnen eine centripetale Verbindung zwischen Lunge und Athemcentrum herstellen möchten, in's Bereich unserer Versuche ziehen zu müssen. Freilich verhehlten wir uns nicht, dass die hierzu nöthige Durchschneidung des Halsmarks über dem 7. Halswirbel so tiefgreifende Störungen setzt, dass ihr Effect nicht wohl vorauszuberechnen ist. Die ersten Versuche, welche wir anstellten, scheiterten denn auch daran, dass die Körpertemperatur stark absank (Minimum 32,4° C.). Dies scheint zusammen mit der Circulationsstörung die Erregbarkeit des Athemcentrums enorm herabzusetzen. In den mitgetheilten späteren Versuchen wurde die Temperatur durch künstliche Erwärmung auf normaler Höhe erhalten, nur in Versuch VII gelang dies nicht vollständig.

Versuch VII 20. 5. 84.

Kaninchen von 2680 gr. 9h 15 tracheotomirt, $11^1/_2{}^h$ Rückenmark am ersten Brustwirbel durchschnitten, wobei mehrfach mit dem Tenotom eingegangen werden muss. Die Temperatur betrug am Schluss des Versuchs 35,4° C. — Anfangstemperatur nicht notirt.

Tabelle X.

Zeit.	Athemgrösse.	Sauerstoff gefund.	Sauerstoff Deficit	Stickstoff.	Kohlensäure.	Resp.-Quotient.	pr. Kilo u. Minute. O-Verbr.	pr. Kilo u. Minute. CO_2-Prod.	Verhalten.
12h57—1h4	1168	18,73	2,30	79,52	1,75	0,76	10,02	7,63	Ruhe.
1h17—21	1275	18,86	2,24	79,55	1,59	0,71	10,66	7,56	Tetanus.
1h42—53	1195	18,76	2,35	79,54	1,72	0,73	10,48	7,67	Ruhe.
2h7—12	1594	18,55	2,44	79,14	2,31	0,94	14.51	13,74	Tetanus.
2h32—39	937	18,26	2,97	80,05	1,70	0,57	10,38	5,94	Ruhe.
2h51—57½	1566	18,34	2,70	79,32	2,34	0,86	15,78	13,67	Tetanus.
3h36—40	1502	18,55	2,49	79,35	2,11	0,85	13,96	11,83	Nachw.[1]).
3h55—4h2	933	18,10	3,08	79,89	2,11	0,69	10,72	7,35	Ruhe.

Von dem Vorwurf abnorm niedriger Körpertemperatur sind die folgenden Versuche frei.

Versuch VIII 30. 9. 84.

Kaninchen von 2530 g Gewicht, wird tracheotomirt, 9h30 Rückenmark am 7. Halswirbel durchschnitten und Wirbelcanal tamponirt, 10h15 alles fertig, 10h30 T. = 38,5, sofort gute frequente Athmung. — 1h30 T. = 38,8.

Tabelle XI.

Zeit.	Athemgrösse.	Sauerstoff gefund.	Sauerstoff Deficit.	Stickstoff.	Kohlensäure.	Resp.-Quotient.	pr. Kilo u. Minute. O.-Verbr.	pr. Kilo u. Minute. CO_2-Prod.	Zustand des Thieres.
11h25—30	1577	18,04	1,78	78,37	1,78	1,00	11,10	11,10	Tetanus.
11h32—37	1740	18,29	1,87	78,77	2,15	1,15	12,86	14,79	Nachwirk.
12h9—34	804	17,98	3,22	79,94	2,08	0,65	10,23	6,61	Ruhe.

1) Unmittelbar vor Entnahme dieser Probe von 3h30 bis 3h36 Tetanus mit einer durchschnittlichen Athemgrösse von 1486 cc pr. Minute und einem Maximalwerth von 1690 cc.

Den Verlauf der Tetanuswirkung zeigen folgende Daten der Athemgrösse pr. Minute.
Ruhe: 720, 910, 820, 750, 720, 780, 800.
Tetanus: 1295, 1485. 2710 (?), 1340, 1500, 1450, 1550, 1480, 1570, 2150.
Nach Aufhören des Tetanus: 2100, 2200, 2000, 1850, 1700, 1650, 1500, 1500, 1340, 1240, 1170, 1180, 1170, 1100, 940, 1110, 1000, 1030, 1010, 1010, 940, 940, 990.
12 Minuten später: 840, 820, 920, 820, 810, 900, 800, 820.

Versuch IX 19. 11. 85.

Kaninchen von 2450 g. Rückenmark am 7. Halswirbel durchgetrennt, ziemlich starke Knochenblutung; keine Blutung in dem Wirbelcanal, 9h Operation vollendet. Temp. 36,6. Thier in einen auf 36° C. eingestellten Wärmekasten gebracht.

9h45 Temp. = 36,6.
11h0 " = 38,8.

Thier aus dem Wärmekasten genommen, gut eingewickelt, tracheotomirt.

11h40 Temp. = 38,6.

11h50 beginnt die Athmung durch Ventile und Gasuhr, das Thier liegt auf erwärmter Unterlage, Reizelectroden unter der Haut in der Gegend der Tubera Ischii. — Die Athmung bleibt lange irregulär, so dass erst 1h8 die erste Probe genommen werden kann.

1h5 T. = 40,1	2h40 T. = 39,6,
1h20 " = 39,7	3h5 " = 39,6,
1h30 " = 39,3	3h32 " = 39,4
1h40 " = 39,1	5h0 " = 39,7.

Tabelle XII.

Zeit.	Athemgrösse.	Sauerstoff gefund.	Sauerstoff Deficit.	Stickstoff.	Kohlensäure.	Resp.-Quotient.	pro Kilo u. Minute. O-Verbr.	pro Kilo u. Minute. CO_2-Prod.	Verhalten.
1h8—11 u. 1h20—23	1064	18,51	2,56	79,50	1,97	0.77	11,12	8,56	Ruhe, Wärmedyspnoe.
2h4—12	1294	18,86	2,10	79,15	2,12	1,00	11,09	11,20	Tetanus.
2h16—23	1536	19,15	1,73	78,74	2,11	1,22	10,84	13,22	Nachwirkung.
2h47—55	1354	18,96	1,98	78,97	2,07	1,05	10,94	11,44	Fortdauer der Nachwirkung.
4h3—9 u. 4h23—29	1127	18,66	2,44	79,56	1,77	0,73	11,22	8,14	Ruhe.
4h40—46	1648	19,54	1,25	78,43	2,03	—	8,41	—	Beimengung von CO_2 zur Inspirationsluft.

Bei diesem Versuche tritt die Wirkung des Tetanus auf die Athmung nicht sofort zu Tage, sondern erst nach 6 Minuten, als die Energie der Muskelcontraction schon nachgelassen hatte. Dafür erstreckt sich die Nachwirkung über mehr als eine Stunde. In den ersten Minuten nach Beginn der sehr kräftigen Contractionen der Hinterbeine sinkt sogar die Athemgrösse unter den Ruhewerth, wie folgende Zahlen der Athemgrösse pr. Minute darthun.

1) Ruhe vor dem Tetanus: 1080, 1070, 1090, 930, 950, 1080.
2) Während des Tetanus: 850, 900, 650, 850, 950, 1300, 1750, 1600, 1640, 1370, 1200.
3) Nach Beendigung der Reizung: 1100, 1250, 1300, 1350, 1450, 1500, 1600, 1550, 1570, 1540 etc.
4) 25 Minuten nach Ende der Reizung: 1550, 1650, 1450, 1400, 1275, 1400, 1400, 1350, 1400, 1300 etc.
5) 1 Stunde nach Ende der Reizung: 1260, 1370, 1335, 2 × 1335, 4 × 1235, 5 × 1250.
6) $1^1/_2$ Stunde nach Ende der Reizung ist erst die Athemgrösse wieder normal geworden: 2 × 1083, 2 × 1150, 1089, 6 × 1083, 2 × 1050 2 × 1100, 1125, 1100.

Dass in diesem Falle das Athemcentrum ausgezeichnet erregbar war, beweist der Effect der nur sehr schwachen Kohlensäurezufuhr am Ende der Versuchsreihe. Dem entsprechend ist auch die Gesammtwirkung des Tetanus auf die Athmung dieselbe, wie bei unsern früheren Versuchen, nur vertheilt sie sich zeitlich anders und dies erklärt sich hinreichend aus den abnormen Circulationsverhältnissen, welche die hohe Rückenmarksdurchschneidung hervorbringt (vgl. p. 217 u. 218).

Versuch X 21. 1. 86.

Einem kleinen, kräftigen Kaninchen wurden am 24. Dezember 1885 am Halse in der Nähe der oberen Brustapertur beide Sympathici, der linke Vagus und Laryngeus recurrens durchschnitten und ein Stück aus der Continuität jedes Nerven entfernt. Die Wunden heilten per primam. Die Erweiterung der Ohrgefässe bildete sich nach einer Reihe von Tagen zurück. Am 21. 1. 86 (Gewicht 1200 g) wurde das Rückenmark am 7. Halswirbel in Aethernarcose durchschnitten, ein stehen gebliebener Rest des rechten Seitenstranges 3 Stunden später durchtrennt, nachdem inzwischen der rechte Vagus durchschnitten und eine Trachealcanüle eingelegt worden. Das Thier lag theilweise in Watte gehüllt auf erwärmter Unterlage. Die Athmung an der Gasuhr begann

12^h15 bei einer Thiertemperatur von 38,4.

Die Entnahme der ersten Gasprobe begann

1h18 bei einer Temperatur = 38,3.
2h11 war die Temperatur = 39,7.
2h46 „ „ „ = 39,5.

Von 3 Uhr ab beobachtet man in der gelähmten hinteren Körperhälfte fast beständig lebhafte, theils zuckende, theils mehr tonische Muskelcontractionen, welche durch jede Manipulation am Hinterthier, besonders deutlich durch Einführung des Thermometers gesteigert werden. Unter ihrer Einwirkung wachsen Athemgrösse, Sauerstoffverbrauch und Körpertemperatur, trotzdem die Unterlage allmählich abgekühlt und das Thier mehr entblösst wird.

3h57 beträgt die Temperatur = 40,3.
4h18 „ „ „ = 40,1.
4h34 „ „ „ = 40,5.
5h0 „ „ „ = 40,3.

Nach langer Einwirkung CO_2 reicher Luft.

6h13 beträgt die Temperatur = 39,5.

Die wichtigsten Daten enthält die folgende Tabelle [1]):

Tabelle XIII.

Zeit.	Athemgrösse.	Sauerstoff gefund.	Sauerstoff Deficit.	Stickstoff.	Kohlensäure.	Resp.-Quotient.	pr. Kilo u. Minute. O-Verbr.	pr. Kilo u. Minute. CO_2-Prod.	Verhalten.
1h 18—40	339	18,03	2,98	79,24	2,73	0,91	10,10	9,25	Ruhe.
1h 47—54	574	18,46	2,37	78,54	3,00	1,26	13,60	17,22	Tetanus.
1h 56—2h 13	499	18,14	2,68	78,50	3,36	1,25	12,17	16,77	Nachwirkung.
3h 9—29	446	18,26	2,80	79,40	2,34	0,83	12,88	10,43	Ruhe mit spontane Zuckungen.
3h 36—43	566	18,11	2,73	78,57	3,32	1,21	15,17	18,46	Tetanus.
3h 47—4h 0	429	17,96	3,04	79,18	2,86	0,94	13,04	12,27	Nachwirkung.
5h 11—32	520	17,63	3,53	79,80	2,57	0,72	17,75	13,36	Reichliche spontane Zuckungen.
5h 52—6h 2	481	—	—	—	12,22	—	—	—	CO_2-Zufuhr.

1) Während des Versuchs wurden noch 3 Blutproben aus einer angestochenen Ohrvene entnommen, in welchen Herr Dr. Cohnstein die Zahl der rothen Blutkörperchen pr. cmm bestimmte.

1te Probe 12h35 bei ruhiger Athmung an der Gasuhr 4143000
2te Probe 2h50. Als die Wirkung des ersten Tetanus auf die Athmung vorüber war 4656000
3te Probe 4h35. Während der starken reflectorischen Muskelthätigkeit 4188000

Bemerkenswerth ist die in diesem Falle bei Schluss des Versuches constatirte Unerregbarkeit des Athemcentrums gegen den Reiz der CO_2, im Gegensatz zu der abnorm hohen Erregbarkeit, welche bei Versuch IX constatirt wurde. Das Verhalten in diesem Versuche erkennt man genauer aus folgenden Zahlen, welche die Athemgrösse pr. Minute angeben:

1) 5h 20—33. Vor Einleitung des CO_2: 550, 650, 600, 600, 500, 475, 500, 550, 650, 600, 500, 575, 525.
2) 5h 34—5h 47. Bei allmählich verstärkter und schliesslich einen Gehalt von 12,2 % in der Exspirationsluft bedingender Zuleitung von CO_2: 650, 650, 600, 600, 600, 550, 750, 750, 600, 550, 700, 600, 600.
3) 5h 51—6h 2. Bei Andauer der starken Zufuhr von CO_2: 575, 725, 650, 575, 575, 600, 500, 500, 500, 500, 550.

Ueber die Wirkung des Tetanus auf die Athemgrösse pr. Minute geben folgende Zahlen Aufschluss:

1) 1h 30—1h 46. Ruhe: 400, 350, 400, 400, 450, 400, 450, 400, 350, 350, 450, 400, 475, 425, 400, 450.
2) 1h 46—1h 54. Tetanus: 450, 700, 750, 700, 700, 700, 600, 675.
3) 1h 54—2h 14. Nachwirkung: 550, 550, 500, 500, 550, 625, 625, 625, 750, 750, 650, 600, 750, 600, 525, 560, 565, 550, 450, 500.

Die mitgetheilten Versuche zeigen, dass in der Hauptsache sogar nach hoher Rückenmarksdurchschneidung noch die Reaktion des Athemcentrums dieselbe ist wie normal: Das Sauerstoffdeficit sinkt. Aber zwei Abweichungen sind gegenüber den bisher mitgetheilten Versuchen zu verzeichnen: Der CO_2-Gehalt der Exspirationsluft steigt meist etwas, wenn auch nur wenig und zu Anfang des Tetanus sinkt die Athemgrösse auf eine kurze Zeit.

Wir glauben indess beweisen zu können, dass diese Abweichungen zu Stande gekommen sind durch den ausserordentlichen Eingriff, den wir zum Zweck dieses Versuches machen mussten, d. h. nämlich durch die mit der hohen Rückenmarksdurchschneidung verbundenen Circulations- und Respirationsstörungen. Was die Respirationsstörungen angeht, so ist folgendes zu erwägen:

Das Zwerchfell ist der einzige noch thätige Athemmuskel; wir messen daher jetzt mit der Ventilationsgrösse nicht mehr die gesammte Innervation, welche vom Athemcentrum ausgeht, sondern nur einen bei verschieden starker Erregung verschieden grossen Bruchtheil derselben. Gehorchte auch nach hoher Rückenmarksdurchschneidung noch die gesammte Respirationsmuskulatur der Innervation, so würde der Ausschlag in der Ventilations grösse demnach ein weit bedeutenderer sein, als wir ihn fanden.

Die Circulation betreffend setzt die Erweiterung der Gefässe in der Bauchhöhle bekanntlich den allgemeinen arteriellen Druck und damit die Stromgeschwindigkeit in den nicht erweiterten Gefässprovinzen erheblich herab. Die hieraus resultirende relative Anämie der nervösen Athemcentra mag zwar theilweise durch vasodilatatorische Wirkungen compensirt werden, ganz ohne Einfluss auf den Erregungszustand des Athemcentrums kann sie nicht bleiben, wie aus Controlversuchen hervorgeht, in denen wir den Einfluss einer mässigen Beschränkung der Blutzufuhr zum Hirn studirten. Der Kussmaul-Tenner'sche Versuch zeigt, dass Absperrung der Blutzufuhr zum Hirn den Athemapparat gerade so erregt, wie Sauerstoffmangel. Ob auch Abschwächung des Blutstroms die Athemgrösse beeinflusse, darüber ist unseres Wissens nichts publicirt, nur die Versuche von Leichtenstern[1]) über den Einfluss grösserer Blutverluste geben einen Anhalt. Wir haben nach Bloslegung beider Carotiden den Effect der Compression dieser Gefässe auf die Athmung beobachtet. Der Ausschlag nach Verschluss nur einer Carotis ist zwar meist bemerkbar, aber doch nicht regelmässig. Als beide Carotiden je 3 Minuten lang verschlossen und wieder geöffnet waren, fanden wir folgende Zahlen der Athemgrösse.

Carotiden offen:	323	326	323	312	370	407
„ geschlossen:	373	360	340		413	450.

Im Durchschnitt beträgt die Athemgrösse bei offenen Carotiden 321 cc, bei geschlossenen 358 cc. Die Steigerung ist 11 % des Normalwerthes. Es wird demnach bei hoher Abtrennung des Rückenmarks bereits in der Ruhe das Athemcentrum in Folge mangelhafter Blutcirculation stark gereizt und daher leicht unterempfindlich gegen neue dasselbe treffende Erregungen. Dass in der That die Summe der vorgenannten Momente, welche nach hoher Rückenmarksdurchtrennung wirksam werden, die Athemgrösse in der Ruhe trotz verminderten Sauerstoffverbrauchs und trotz Ausschaltung der Brustmuskulatur steigert, beweist folgende, den bereits beschriebenen Versuchen entnommene Tabelle:

---

1) Leichtenstern, Zeitschrift f. Biologie VII S. 197.

Tabelle XIV.

A. Rückenmark am 12. Brustwirbel durchschnitten.				B. Rückenmark am letzten Halswirbel durchschnitten.			
Nr. des Vers.	Körpergewicht.	pr. Kilo u. Minute. Athemgrösse.	pr. Kilo u. Minute. O-Verbrauch.	Nr. des Vers.	Körpergewicht.	pr. Kilo u. Minute. Athemgrösse.	pr. Kilo u. Minute. O-Verbrauch.
3	1750	275	13,03	7	2680	436	10,0
3	1750	334	13,10	8	2530	318	10,2
5	3700	308	12,55	9	2450	434	11,1
				10	1200	339	10,1

Die allgemeine Abschwächung der Circulation hat noch eine indirecte Einwirkung auf die Blutmischung, welche möglicher Weise nicht ohne Einfluss auf die Sauerstoffversorgung des Athemcentrums bleibt. — Schon vor Jahren hat L. v. Lesser[1]) gezeigt, dass nach hoher Rückenmarksdurchschneidung der Farbstoffgehalt des Blutes sinkt; in einer in diesem Hefte zu publicirenden Untersuchung fand der eine von uns, in Gemeinschaft, mit J. Cohnstein, dass die Zahl der Blutkörperchen und damit also auch der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes nach der Operation erheblich, oft auf die Hälfte absinkt.

Auf der andern Seite wird der Tetanus in diesen Versuchen von Momenten begleitet, welche die Erregung des Athemcentrums zu mindern geeignet sind. Tetanisirung pflegt nämlich gleichzeitig mit dem Blutdruck auch den gesunkenen Hämoglobingehalt wieder zu heben.

Diese Gesichtspunkte geben uns eine genügende Erklärung für die kleinen Abweichungen dieser Versuche von den früher mitgetheilten, welche an Thieren mit normaler Athmung und Circulation angestellt waren. Am leichtesten erklärt sich das Absinken der Athemgrösse im Beginn des Tetanus. Das Blut durchströmt rascher und mit höherm Sauerstoffgehalt die Med. oblong. Dagegen gelangen die Stoffwechselprodukte des tetanisirten Muskels langsamer als normal in den Kreislauf, so dass ihre Wirkung anfangs nicht im Stande ist, die beruhigende Wirkung der verbesserten Circulation zu compensiren. Eben diese Langsamkeit

1) Lesser, Arch. für (Anat. u.) Physiologie 1878 p. 41.

der Circulation erklärt es aber auch, dass die reizenden Produkte der Muskelthätigkeit nur sehr allmählich eliminirt werden, dass also die erregende Nachwirkung des Tetanus auf die Athmung sich über sehr lange Zeit erstreckt (s. besonders Vers. 9 und 10). — Schwerer zu verstehen ist der Mangel an Parallelismus zwischen Sauerstoffdeficit und Kohlensäureausscheidung. Während auch hier, entsprechend dem in den früheren Versuchen constatirten Verhalten, das Sauerstoffdeficit im Tetanus kleiner wird, steigt der Procentgehalt der Exspirationsluft an CO_2. — Es ist wohl wahrscheinlich, dass in den schlecht durchströmten Muskeln die Kohlensäurebildung abnorm hoch ist, relativ zum mangelhaften Sauerstoffverbrauch (vgl. Pflügers Untersuchungen über die Athmung der Frösche bei fehlendem Sauerstoff dies. Archiv X. S. 313); dazu kommt der Effect der Bildung fixer Säuren, welche die Kohlensäure unabhängig von ihrer Bildung aus dem Blute austreiben.

Versuchen wir uns zum Schluss ein Bild zu machen, wie wohl nach allem Dargelegten der Effect sich gestalten würde, wenn die hohe Rückenmarksdurchschneidung nicht mit jener Summe tief eingreifender Störungen verbunden wäre, so ergibt sich:

In der Ruhe würde die Ventilationsgrösse geringer, CO_2-Gehalt und O_2-Deficit grösser sein. Im Tetanus hingegen würde der Ausschlag in der Athemgrösse bedeutender sein und CO_2-Gehalt und O_2-Deficit beträchtlicher sinken. Endlich würde die CO_2-Austreibung durch den Tetanus geringer ausfallen.

Berücksichtigt man alle angegebenen Momente, so wird man zugestehen müssen, dass auch diese Versuche keinen Anhalt geben für die Annahme, dass die Athmung reflectorisch von den Lungen her angeregt werde.

Ueberblicken wir die gesammten bisher gewonnenen Ergebnisse, so sehen wir zunächst die Schlussfolgerung, welche wir aus der ersten Serie von Experimenten gezogen hatten, dass nämlich die durch die Muskelaction veränderte Blutbeschaffenheit die Anregung zur Erhöhung der Athemthätigkeit gebe, auch durch die weiteren Versuche bestätigt. Der Ort aber, wo diese Reize angreifen können, ist durch diese späteren Versuche wesentlich beschränkt, es bleiben jetzt nach Ausschaltung der sensiblen Lungenfasern und des grössten Theils der sensiblen Körpernerven überhaupt eigentlich nur noch die nervösen Centralorgane als Angriffspunkt des Reizes übrig.

Wollte man den noch functionirenden sensibeln Nerven eine wesentliche Rolle bei der Regulirung der Athmung zuschreiben, so müsste man die höchst unwahrscheinliche Annahme machen, dass die 7 oberen Hals- und Kopfnerven durch einen Reiz afficierbar seien, auf den die übrigen Körpernerven nicht reagiren. Dass dies letztere aber der Fall, geht daraus hervor, dass nach hoher Rückenmarkdurchschneidung die Effecte im Wesentlichen nicht nur qualitativ dieselben bleiben, sondern auch in unveränderter Stärke auftreten können, wie aus der Uebercompensation der Respiration gegenüber dem Gaswechsel hervorgeht.

Fassen wir die Ergebnisse dieses Capitels zusammen:

Träger der Athemreize ist das Blut, der Ort wo sie angreifen das Centralnervensystem (Respirationscentrum!).

Capitel IV.

Ueber die Gase des arteriellen Blutes bei Muskelthätigkeit.

Nach den bisher gewonnenen Resultaten bleibt jetzt nur noch eine Frage zu lösen: Welcher Art ist die Veränderung der Blutbeschaffenheit, welche durch die Muskelaction hervorvorgebracht wird? Wir haben bereits in der Einleitung darauf hingewiesen, dass diese Veränderung von zweierlei Natur sein kann: Entweder betrifft sie die Gase des arteriellen Blutes oder es handelt sich um Uebertritt von Stoffen, welche das Athemcentrum reizen, in das Blut. — Eine dritte Annahme ist, soweit wir die Möglichkeiten übersehen, jetzt nicht mehr aufstellbar. Was nun die Gase des Blutes angeht, so ist zweierlei denkbar: entweder der absolute Gehalt des Blutes an Sauerstoff oder Kohlensäure ändert sich oder aber die Spannung dieser Gase.

Gegen die Annahme einer Aenderung der absoluten Gasmenge lässt sich aus den im vorigen Capitel mitgetheilten Beobachtungen anführen, dass zuweilen bei schwachem Tetanus die Athmung verstärkt ist, ohne dass der Sauerstoffverbrauch des Thieres eine nennenswerthe Zunahme erfahren hatte. In diesen Fällen ist, da das Blut nicht venöser als während der Ruhe in die Lunge ein-

strömt, da ferner die Sauerstofftension in Folge der verstärkten Athmung in den Alveolen erhöht sein muss, was die analytischen Daten der Exspirationsluft bestätigen, mit grosser Wahrscheinlichkeit eine Zunahme des Sauerstoffgehaltes im Arterienblute zu erschliessen.

Für die Kohlensäure geben unsere Analysen keinen so directen Anhaltspunkt. Um über sie in's Klare zu kommen und um in Bezug auf den Sauerstoff nicht auf indirecte Schlüsse allein unsere Anschauungen aufzubauen, machten wir eine Reihe von Blutgasanalysen bei ruhenden und arbeitenden Thieren.

Wir befolgten bei diesen Versuchen denselben Plan, wie bei der Untersuchung der Athemgase, d. h. wir begannen mit Untersuchung der Blutgase eines normalen Thieres bei Ruhe und bei Arbeit und gingen dann dazu über, die Wirkung solcher Muskelthätigkeit, welche ohne Intention des Thieres erfolgt und demselben nicht zum Bewusstsein kommt, zu studiren.

Wir haben oben schon hervorgehoben, welch' mächtigen Einfluss sensible Reize auf die Athembewegung üben, ein Einfluss, den man bei allen Messungen der Athemgrösse zu studieren oft unliebsame Gelegenheit hat. Es ist ein leichtes durch sensible Reize, wie sie durch Fesseln der Thiere, durch Operationen und ähnliches gesetzt werden, die Lungenventilation auf das Doppelte, selbst Dreifache des Ruhewerthes zu steigern. Wie sehr durch einfache Verstärkung der Ventilation die Zusammensetzung der Blutgase geändert werden kann, ist zur Genüge u. A. in der Arbeit von August Ewald[1]) über Apnoe nachgewiesen. — Es ergiebt sich hieraus, dass unsere Aufgabe, die Blutgase des ruhenden und arbeitenden Thieres ohne störende Nebeneinflüsse zu untersuchen, nur unter Anwendung ganz besonderer, bisher noch nicht beobachteter Cautelen einwandfreie Resultate versprach. Jeder sensible Reiz während und noch kurz vor der Blutentnahme musste auf das Sorgfältigste vermieden werden, das Thier musste sich während des Aderlasses ungefesselt in selbstgewählter natürlicher Lage befinden, so dass bei vollkommener körperlicher und psychischer Ruhe die Athmung durch keinerlei äussere Einflüsse gestört wurde.

Schwieriger noch war es einen Aderlass während einer kräf-

1) Aug. Ewald, Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 7 S. 575.

tigen Muskelaction vorzunehmen, ohne dass die Wirkung der Muskelarbeit auf die Respiration durch die vorgenannten störenden Einflüsse complicirt wurde. Um diesen Anforderungen gerecht zu werden, wurde folgender Versuchsplan entworfen, der sich unter Benutzung der von dem einen von uns (G.) kürzlich beschriebenen neuen Methoden der Messung [1]) des zu analysirenden Blutes einfach genug in der Ausführung gestaltete.

Wie dort auseinandergesetzt, lässt sich die Messung des in die Pumpe aufzunehmenden Blutvolumens absolut exact ohne Ablesungen, gewissermaassen nur durch zwei Hahndrehungen ausführen. Der Messapparat sitzt dem grossen Blutkolben der Pflüger'schen Pumpe auf. Er besteht in einfachster Form aus einer Kugel, die durch zwei Hähne absperrbar ist. Der Stopfen des untern Hahnes ist so gebohrt, dass die Mündungen der Bohrung in einem Abstande von 120 ° stehen. Der Hahn trägt, gleichmässig vertheilt, also je 120 ° von einander entfernt, drei Fortsätze. Der erste führt nach der Messkugel, der zweite nach dem Blutkolben, der dritte ist eine einfache in's Freie mündende Glasröhre. In Folge dessen kann der Messkolben einerseits mit der Aussenluft, andererseits mit dem Vacuum communiciren. Der obere Hahn der Messkugel trägt eine einfache Querbohrung. Vor der Entblutung werden die Hähne so gestellt, dass die Messkugel oben und unten mit der äusseren Luft commmunicirt. Der von der Arteriencanüle kommende Schlauch wird über die freie Mündung der Glasröhre des unteren Hahnes gezogen. Das von unten her einströmende Blut verdrängt nun die Luft zunächst aus dem Schlauch, dann aus der Messkugel und strömt durch den oberen Hahn in's Freie. Nachdem die mit der Atmosphäre in Berührung gewesene Blutschicht abgeströmt, wird der obere Hahn geschlossen und gleich darauf durch Drehung des untern Stopfens um 120 ° die blutgefüllte Kugel mit dem grossen evacuirten Kolben in Communication gesetzt. Das Blut fliesst jetzt in's Vacuum, wo es sofort unter lebhaftem Aufschäumen den grössten Theil seiner Gase verliert. Da es unter unseren Versuchsbedingungen unmöglich war, den Hund an die Pumpe zu bringen, wurde der grosse ausgepumpte Kolben sammt dem ihm aufsitzenden Messapparat in sich geschlossen, von

1) Abbildung des Apparates bei Geppert, Die Gasanalyse und ihre physiologische Anwendung, Berlin 1885, S. 62.

der Pumpe abgenommen. War erst das Blut im Kolben, so wurde derselbe wieder an den Trockenapparat der Pumpe angefügt und die Luft aus dem kleinen Raume zwischen Hahn des Kolbens und Hahn des Trockenapparates rasch ausgepumpt, hierauf die Communication beider Theile hergestellt und das Auspumpen in bekannter Weise vollzogen. In Bezug auf die Gasanalyse müssen wir auf die oben citirte Schrift von Geppert verweisen; nach den dort begründeten Principien wurden die zahlreichen in dieser Arbeit vorkommenden Analysen von Gasgemischen ausgeführt.

Gehen wir nunmehr zur Anstellung des eigentlichen Versuches über. Derselbe besteht aus zwei durch einen längeren Zeitraum von einander getrennten Theilen: der erste umfasst die vorbereitenden Proceduren, der zweite den eigentlichen Versuch d. h. die Gewinnung des Blutes. Nur während der Vorbereitungen war der Hund gefesselt. Dieselben bestanden im Einlegen einer mit langem Schlauch versehenen Canüle in die Arterie; Canüle und Schlauch wurden vor dem Einbinden mit einer die Gerinnung hindernden Flüssigkeit gefüllt. Als solche benutzten wir entweder 25 procentige Lösungen von Magnesiumsulfat, oder, was vorzuziehen ist, das Extract aus den Mundtheilen des officinellen Blutegels [1]).

Nach Einbinden der Canüle wurde die den Schlauch erfüllende Flüssigkeit unter einen den arteriellen übersteigenden Druck gesetzt, der Schlauch an dem freien Ende zugeklemmt und die Arterienklemme abgenommen. So vorbereitet bleibt der Inhalt der Canüle und der Arterie viele Stunden lang vollkommen flüssig, wovon man sich durch das kräftige Pulsiren am Schlauche jederzeit überzeugen kann.

Das Ende des Schlauches trägt ein konisches Glasrohr, welches bequem und ohne Zeitverlust in einen Schlauch, der dem freien Ende des Messapparates aufgebunden ist, gesteckt werden kann. Nunmehr wird die Wunde gut und ohne Zerrung vernäht, der Hund vorsichtig abgebunden und der Schlauch passend auf seinem Rücken

---

1) Die von Haycraft beschriebene Gerinnung hemmende Wirkung des Mundsecretes des Blutegels hat sich uns vollkommen bestätigt. Das mit physiologischer Kochsalzlösung bereitete Extract kann, wie der eine von uns (Z.) in besonderen Versuchen gefunden hat, in einer die Gerinnung vollkommen aufhebenden Menge injicirt werden, ohne dass Blutdruck, Athmung und das allgemeine Verhalten des Thieres eine merkliche Alteration erleiden.

fixirt, wozu wir uns eines lose um den Bauch befestigten Gurtes bedienten. Sollten die Blutgase in der Ruhe untersucht werden, so erfolgte der Aderlass frühestens eine, meist erst mehrere Stunden nach der Operation; das Maassgebende für den Zeitpunkt war das Verhalten des Thieres. Durch Entfernung aller die Aufmerksamkeit des Thieres ablenkender Momente, absolute Ruhe im Versuchszimmer, die Nähe des ihm seit lange vertrauten Institutsdieners, glückte es uns, die gewollte vollkommene Muskelruhe und Gleichmässigkeit der Athmung zu erzielen. Um den Aderlass selbst möglichst insensibel vollziehen zu können postirten wir uns schon längere Zeit vorher mit dem Blutkolben et cetera hinter dem Rücken des Tieres. So gelang es, ohne die Aufmerksamkeit des Hundes zu erregen, den Schlauch zu öffnen, aus demselben ein zur Verdrängung der Magnesiumlösung genügendes Blutquantum abspritzen zu lassen und dann die nöthige Blutmenge in den Messkolben überzuführen. — In zwei Fällen überzeugten wir uns, dass keine quantitativ nachweisbare Menge schwefelsaurer Magnesia sich im Blutkolben befand, dass also die Verdrängung der Salzlösung durch das Blut eine vollkommene war. Nach vollzogener Entblutung wurde das in dem Schlauch befindliche Blut durch Injection der die Gerinnung hemmenden Flüssigkeit in die Ader des Thieres zurückgedrängt. Die Flüssigkeitsmenge war so bemessen, dass kein Ueberschuss in das Arteriensystem eintrat. — So war der Hund für einen zweiten Aderlass vorbereitet. Um bei der Arbeit sensible Reize möglichst ausschliessen zu können und so die Effecte der Muskelaction rein zu haben, wählten wir denselben Ziehhund, welcher uns später zu den p. 204 beschriebenen Versuchen diente. Derselbe wurde, nachdem alles für die Entblutung vorbereitet war, in einen gehörig belasteten Wagen eingespannt. Nachdem der Hund längere Zeit gezogen hatte und in Folge davon sich stark vertiefte und sehr frequente Athmung eingestellt hatte, wurde während des Fahrens und ohne dass das Thier Notiz davon nahm, der Aderlass in der vorher beschriebenen Weise gemacht. Es hat übrigens keine besondere Schwierigkeiten, neben dem ziehenden Hunde mit dem Blutkolben in der Hand einhergehend, die Entblutung vorzunehmen.

Folgendes sind die gewonnenen analytischen Daten, wie in allen folgenden Versuchen reducirt auf 0^{0} und 76 cm Druck und berechnet auf Procente des Blutvolumens.

Versuch 11. Tabelle XV.

Sauerstoff[1]).	Kohlensäure.	Verhalten des Thieres.
12,67	40,00	Ruhe.
18,62	39,08	Arbeit.
16,51	41,30	Ruhe.

Wie dieser Versuch zeigt bieten die Blutgase des arbeitenden Hundes dieselben Veränderungen, wie die Athemgase, d. h. der procentische Sauerstoffgehalt wächst und die Kohlensäure sinkt.

Der mitgetheilte Versuch genügt um zu zeigen, dass bei der willkürlichen Muskelarbeit die dabei sehr lebhafte Dyspnoe aus der Beschaffenheit der Blutgase nicht ableitbar war. Indess wird diese Versuchsanordnung nie gegen den Einwand vollkommen vertheidigt werden können, dass psychische Momente mit auf die Steigerung der Athmung eingewirkt haben. — Auch der früher ausgeführte Gedanke, es möchten unbewusste Mitinnervationen der Athmung die willkürlichen motorischen Impulse begleiten, machte die Deutung eines derartigen Versuches schwierig.

Wir haben daher von einer Wiederholung des Versuches abgesehen und bedienten uns weiterhin der früher p. 195 geschilderten Methoden, welche gestatten, unbewusste und unwillkürliche Muskelarbeit in ihrer Wirkung auf die Blutgase zu studiren.

Diese Untersuchungen haben wir zum Theil an Kaninchen ausgeführt, was bei der Kleinheit der zu einer exacten Analyse nöthigen Blutportion (ca. 7 cc) jetzt leicht ausführbar ist (cf. Geppert Gasanalyse).

---

1) Wir geben bei all unsern Blutgasanalysen keine Werthe für den Stickstoff. Man kann die Stickstoffmenge des Blutes bei normaler Zusammensetzung der Inspirationsluft als nahezu constant und gleich circa 1,5% des Blutvolums annehmen (vgl. Hermann, Handb. der Phys. IV 2 p. 63 und Nachträge). Wir fanden meist, wie alle Analytiker, etwas höhere Zahlen in Folge Eindringens geringer Luftmengen in die Pumpe. Wir haben uns durch mehrere Controlversuche überzeugt, dass die in die Pumpe eindringende Luft, auch wenn nur geringe Mengen im Laufe von Tagen eingedrungen waren, die normale Zusammensetzung der Atmosphäre hat. Demgemäss sind wir berechtigt eine dem Plus an Stickstoff entsprechende Sauerstoffmenge als eingedrungen von der gefundenen Sauerstoffmenge abzuziehen.

Versuch XII 28. 9. 83.

Einem mittelgrossen Hunde wird Vormittags 9 Uhr das Rückenmark in Höhe des 8. Brustwirbels durchtrennt; dann Canüle mit 25% Magnesiumsulfatlösung gefüllt in die rechte Carotis gelegt. 11h 10 Electroden unter die Haut beider Schenkel; seit 12h 20 liegt das Thier ungefesselt absolut ruhig, nur leichter Krampf im rechten Vorderbein. Resp.-Frequenz 22—24. 12h 35 erste Blutprobe in Ruhe (Blutverlust etwa 22 cc).

Die Blutprobe während des Tetanus musste unterbleiben, weil der Hund Krampf in den Vorderextremitäten bekam und unruhig wurde. Am folgenden Tage früh war der Hund ziemlich munter, zitterte nur ein wenig, seine Temperatur betrug 39,5° C. Die Canüle wird wieder in dieselbe Carotis eingelegt. Hund liegt ziemlich ruhig, jedoch etwas zitternd und zeitweise tief respirirend auf dem Tisch. 11h Aderlass, während der Hund aufrecht sitzt und ziemlich ruhig ist.

12h Tetanus des Hintertheiles, der Hund dabei ziemlich ruhig.

Folgendes sind die analystischen Daten.

Tabelle XVI.

Zeit.	Blutgase in Procenten des Blutvolums Sauerstoff.	Kohlensäure.	Verhalten des Thieres.
1. Tag	17,58	38,57	Ruhe.
2. Tag 11h	17,33	36,49	Ruhe.
12h	17,68	35,01	Tetanus.

Versuch XIII 8. 7. 85.

Kaninchen von 2950 g, Rückenmark am 8. Brustwirbel durchtrennt, hinten sofort lebhafte Reflexe. Canüle in der Arteria femoralis unterhalb des Abgangs der Profunda. Reizelectroden eingelegt. Temperatur während des ganzen Versuchs häufig gemessen circa 39° C. Am Ende der ersten Entblutung in der Ruhe wird das Thier etwas aufgeregt und athmet tiefer (12h 55).

1h 58—2h 0. Intermittirender Tetanus der hinteren Extremitäten mit sehr verstärkter Athmung: 2ter Aderlass. — 5h 5 neuer Aderlass in Ruhe, unmittelbar danach werden 20 cc Blut aufgefangen und behufs Sättigung defibrinirt, am andern Morgen bei 39° C. mit Luft geschüttelt.

Tabelle XVII.

Zeit.	Blutgase in Procente des Blutvolums Sauerstoff.	Kohlensäure.	Verhalten des Thieres.
12h 55	15,88	53,71	Ruhe.
1h 58—2h 1	mehr als 16,04 [1])	39,06	Tetanus.
5h 5	17,90	51,03	Ruhe.
5h 5	18,77	—	Ruheblut gesättigt.

1) Bei dieser Analyse musste Knallgas verwandt werden, welches sich

Versuch XIV 15. 7. 85.

Kaninchen von 2590 g Gewicht, präparirt wie das vorige. 12h42 bei vollkommener Ruhe und langsam und gleichmässig fliessendem Blute erste Entblutung. 12h49 nach 4 Minuten langem intermittirenden Tetanus zweite Entblutung. 1h15 dritte Entblutung bei Ruhe des Thieres. In Folge unreinen Knallgases gab auch die erste dieser Analysen einen sicher zu niedrigen Werth. Da indess die Summe des Sauerstoffs und Stickstoffs sicher ist, lässt sich daraus ein Maximalwerth für den Sauerstoff ableiten, der immer noch ein wenig hinter dem in der Arbeit gefundenen zurückbleibt. Wir fanden:

Tabelle XVIII.

Sauerstoff.	Kohlensäure.	Verhalten des Thieres.
weniger als 19,21 mehr „ 15,04	46,49	Ruhe.
19,28	19,29	Tetanus.
13,76	15,97	Ruhe.

Versuch XV 21. 7. 85.

Thier wie bisher präparirt, 10h40 fertig, Temperatur während des Versuchs constant 39,0—39,4 C.

Tabelle XIX.

Zeit.	Sauerstoff.	Kohlensäure.	Verhalten des Thieres.
1. Aderl. 12h55	10,90	37,34	Ruhe.
2. Aderl. 1h6	—	20,63	Nach 6 Minuten Tetanus mit langen Unterbrechungen.
3. Aderl. 2h30	10,62	31,15	Ruhe.
4. Aderl. 3h17	9,65	18,32	Tetanus von 10 Minuten mit langen Pausen.

Die allmähliche Abnahme des Sauerstoffgehaltes beruht wohl unzweifelhaft auf Verdünnung des Blutes in Folge der wiederholten Aderlässe.

Die Tabelle XX gewährt einen Ueberblick über die vorstehenden Versuche:

---

nachträglich als unrein und einen erheblichen Rückstand bei der Verpuffung hinterlassend erwies. Der Werth 16,04 ist erheblich zu klein.

Tabelle XX.

Vers. Nr.	Datum.	Blutgase bei Ruhe und Arbeit. O_2-Gehalt Ruhe.	O_2-Gehalt Arbeit.	CO_2-Gehalt Ruhe.	CO_2-Gehalt Arbeit.	
12	28. 9. 83.	17,58	—	38,57	—	Hund.
„	29. 9. 83.	17,33	17,68	36,49	35,01	
13	8. 7. 85.	15,88	mehr als 16,04	53,71	39,06	Vormittags. Kaninchen.
„	„ „	17,90	—	51,03	—	Nachmittags.
14	15. 7. 85.	(19,21 / 15,04)	19,28	46,49	19,29	Kaninchen.
„	„ „	13,76	—	15,97	—	
15	21. 7. 85.	10,90	—	37,34	20,63	Kaninchen.
„	„ „	10,62	9,65	31,15	18,32	

Die mitgetheilten Versuche beweisen, dass weder das Sauerstoffgehalt des Blutes bei der Muskeltetanisirung sinkt, noch auch der Kohlensäuregehalt steigt, dass demnach Veränderungen im absoluten Gasgehalt des arteriellen Blutes nicht zur Erklärung der Dyspnoë herangezogen werden dürfen.

Die Kohlensäure fällt während des Tetanus ausserordentlich tief ab. Dieser Abfall ist nach 40 Minuten noch unverändert vorhanden, während er in dem Versuche Nr. 13 nach mehreren Stunden wieder ausgeglichen ist. Da nach 40 Minuten, wie wir aus unseren Gasuhrversuchen wissen und wie auch in diesem Falle der Augenschein lehrte, die Athemgrösse längst wieder zur Norm zurückgekehrt war, kann dieser Abfall der Kohlensäure nur auf Verminderung der Alkalescenz des Blutes beruhen.

Ebenso sicher beweisen die Versuche, dass auch Sauerstoffmangel nicht zur Erklärung der verstärkten Athmung dienen kann. Der einzige Versuch, in welchem der Sauerstoffgehalt während des Tetanus etwas niedriger ist, als in der Ruhe, der vom 21. 7. 85, bedingt keinen Einwand, da die Zahl der Blutentziehungen (4) so gross ist, dass eine Verdünnung des Blutes vorauszusetzen war.

Die aus der Tabelle ersichtliche Aenderung des Gasgehaltes im arteriellen Blute arbeitender Thiere erscheint auf den ersten Blick paradox. Wir wissen, dass die Arbeit den Sauerstoffverbrauch und die CO_2-Produktion erhöht, wir wissen ferner, dass dem entsprechend die Differenz im Kohlen-

säure und Sauerstoff-Gehalt zwischen venösem und arteriellem Blute bei Arbeit grösser wird (Cl. Bernard, Sczelkow, Mathieu und Urbain). Man wird sofort daran denken, dass die verstärkte Athmung die Ursache dieser Uebercompensation sei. Wir begegnen also hier bei den Blutgasen demselben Gesetz, welches wir bei den Respirationsgasen constatirten: die Athmung deckt nicht nur den Mehrgebrauch, sondern leistet mehr als nöthig wäre, um den Gasgehalt bei Ruhe und Arbeit constant zu halten.

Dass vermehrte Athmung in der That die Blutgase in der angedeuteten Weise zu ändern vermöge, ist schon mehrfach, u. A. von Pflüger, Paul Bert, constatirt worden, wir hielten aber doch eine erneute Prüfung der Frage unter Berücksichtigung der speciellen Bedingungen unserer übrigen Versuche für angezeigt. Wir untersuchten desshalb die Blutgase einiger Thiere einmal bei ruhiger, dann bei stark vertiefter Athmung. Wir suchten die vertiefte Athmung auszulösen, ohne gleichzeitig starke Muskelthätigkeit herbeizuführen: das gelingt durch passend abgestufte sensible Reize; am geeignetsten erwies sich Aufspritzen eines ganz dünnen, kräftigen Strahls heissen Wassers auf den Rücken des Thieres.

Die Ruhewerthe wurden unter Anwendung all der Cautelen, welche p. 222—225 beschrieben sind, gewonnen.

Folgende Tabelle giebt einen Ueberblick der Resultate:

Blutgase des Hundes bei Ruhe und Erregung.

Tabelle XXI.

Vers. Nr.	Datum.	O_2-Gehalt bei			CO_2-Gehalt bei	
		Ruhe.	Erregung.	Sättigung.	Ruhe.	Erregung.
16	10. 6. 85				37,47	35,85
17	24. 6. 85	18,31	20,78		33,12	29,60
18	13. 6. 85	20,63	19,63		35,79	37,82
19	24. 10. 83	20,22	20,26		47,80	38,85
20	21. 9. 84	13,81		15,68	38,10	

Man sieht, dass mit einziger Ausnahme von Vers. 18 die Blutgase die erwartete Aenderung zeigen. Jene Ausnahme dürfte sich daraus

erklären, dass der Ruheprobe eine langdauernde Zeit heftiger Erregung fast unmittelbar vorangegangen war; demnach jener Werth nicht als ein Ruhewerth im strengen Sinne des Wortes bezeichnet werden darf. Die demonstrirte Wirkung der Ueberventilation auf die Blutgase beruht zum Theil gewiss darauf, dass die Zusammensetzung der Alveolenluft jener der atmosphärischen ähnlicher wird. Indessen möchten wir es für wahrscheinlich erachten, dass noch folgendes Moment mitspielt. Nicht alle Theile der Lunge werden gleichmässig ventilirt; eine bekannte klinische Erfahrung, das Knisterrasseln, welches man bei den ersten tiefen Respirationen, denen längere Zeit flaches Athmen vorangegangen war, an einzelnen Stellen hört, weist darauf hin, dass kleinere Abschnitte der Lunge bei flachem Athmen atelectatisch sind; neben diesen absolut nicht ventilirten Partieen werden sich schlecht ventilirte befinden, das aus diesen ausströmende Blut wird venöser sein, als das aus den übrigen Theilen der Lunge stammende. Ein tiefer Athemzug genügt, um eine gleichmässige Füllung aller Alveolen und entsprechende Arterialisirung des gesammten Blutes zu bewirken. Mit dieser Deutung harmonirt es, dass, wie wir öfter bei Aderlassen an ruhigen Thieren gesehen haben, ein einziger tiefer Athemzug die Farbe des ausfliessenden Arterienblutes wesentlich heller macht.

Wohl nur durch diese Auffassung lässt sich die von Ewald [1]) gefundene, von Kobert [2]) bestätigte Thatsache erklären, dass in tiefer Narcose (durch Morphium resp. Chloral) der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes um viele Procente gegen die Norm vermindert ist. — Die herabgesetzte Athmung bedingt freilich ein allgemeines Herabgehen der Sauerstofftension in den Lungenalveolen, wie der folgende Versuch nachweist; das genügt aber nicht, um die von Ewald gefundene starke Verminderung des Sauerstoffs zu erklären, da Fränkel und Geppert [3]) in verdünnter Luft von 42 mm Spannung, entsprechend etwa 10 % Sauerstoff in der Exspirationsluft, noch kein constantes Sauerstoffminus im Arterienblute fanden.

Der Hund, welcher zu Versuch II p. 201 gedient hatte, wurde

1) Ewald, Archiv f. (Anatomie u.) Physiologie 1876, Heft 3.

2) Kobert, Schmidts Jahrbücher 206 p. 68.

3) Fränkel und Geppert, Wirkungen der verdünnten Luft, Berlin 1883 p. 47.

am andern Morgen durch eine subcutane Morphiuminjection narcotisirt und lieferte jetzt folgende Daten.

Tabelle XXII.

Zeit.	Der Athmung			Sauerstoff		Stickstoff.	Kohlensäure.	Resp.-Quot.	pr. Kilo u. Minute		Verhalten.
	Grösse.	Frequenz.	Tiefe.	gefund.	Deficit.				O-Verbr.	CO_2-Prod.	
10^h 15—31	253	25	10,1	11,75	9,94	81,82	6,39	0,64	12,0	7,7	Ruhe.
10_h 50—53²/₈	308	31	10,0	11,98	9,56	81,25	6,77	0,71	14,1	10,0	Tetanus.

Die durch den Tetanus der Hinterextremitäten herbeigeführte Verstärkung der Athmung hat zwar das Sauerstoffdeficit, nicht aber den procentischen Kohlensäuregehalt der Exspirationsluft herabgedrückt. Diesem Umstande ist aber desshalb kein Gewicht beizulegen, weil zur Zeit der ersten Probenahme (10^h 15—31) die Narcose erst kurze Zeit gedauert hatte, also wohl noch eine fortschreitende Aufstauung von CO_2 in Blut und Geweben stattfand.

Uebrigens liefert ein etwas später an demselben Thiere angestellter Controlversuch mit Einathmung menschlicher Exspirationsluft den sicheren Beweis, dass die beobachtete Steigerung des CO_2-Gehalts bei weitem nicht genügt, um die Verstärkung der Respiration im Tetanus zu erklären. Die Exspirationsluft d. h. eine Erhöhung der Kohlensäuretension um 4—5 % verstärkte die Athmung viel weniger als der Tetanus. Das Nähere ergibt sich aus folgender Tabelle.

Tabelle XXIII.

Zeit	Athemgrösse			Athemfrequenz			Athemtiefe			Versuchsbedingungen.
	Mittel.	Max.	Min.	Mittel.	Max.	Min.	Mittel.	Max.	Min.	
11^h 39—43²/₃	315	420	270	29	31	24	10,9	14,0	10,0	Ruhe.
11^h 43²/₃—48	392	450	210	31	36	21	12,6	15	10	Tetanus.
11^h 49—54	348	420	240	27	30	24	12,9	13,3	11,1	Ruhe.
12^h 6—9	387	480	330	26	27	21	14,6	20,0	12,2	Athmung von menschlicher Exspirationsluft.
12^h 21—37	308	390	180	27,5	33	15	11,2	15,5	9,0	Ruhe.
12^h 37—40	429	480	330	29,7	33	24	14,4	17,5	11,0	Tetanus.

Wir deuteten vorher bereits an, dass die starke Verminderung, welche die CO_2 im Blute arbeitender Kaninchen erfährt, nicht auf die verstärkte Athmung allein bezogen werden kann, dass hier vielmehr eine Abnahme der Alkaleszenz des Blutes angenommen werden müsste [1]). Jede Muskelthätigkeit ist mit Bildung freier Säuren verknüpft, diese Säuren scheinen im Blute des Hundes in dem Maasse, wie sie hineingelangen, neutralisirt zu werden, während dies im Kaninchenblute nur sehr langsam und allmählich geschieht. So liefern unsere Versuche eine neue Bestätigung der von Salkowsky [2]), Walther [3]) u. A. nachgewiesenen charakteristischen Differenz im Stoffwechsel der Kaninchen und der Hunde.

Wir haben uns übrigens mit diesem gasometrischen Nachweis der Abnahme der Blutalkalescenz nicht begnügt, vielmehr dieselbe auch direct durch Titriren des Blutes nach der von dem einen von uns beschriebenen Methode [4]) nachgewiesen. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle enthalten. Aus der Menge $^1/_{10}$ Normalsäure, welche verbraucht wurde, bis das Lakmuspapier einen schwach rothen Farbenton zeigte, wurde die Alkalescenz, ausgedrückt durch die äquivalente Menge Soda ($Na_2 CO_3$), berechnet.

Versuchs-nummer.	Alkalescenz des Blutes in mgr $Na_2 CO_3$ p. 100 cc Blut		Bemerkungen; Art der Muskelthätigkeit.
	Ruhe.	Arbeit.	
21	397	339	Thier 5 Min. lang gejagt, vor Auffangen der 2. Probe (Arbeit) Haemorrhagie aus der Carotis.
22	238	106	Thier im Zimmer umhergejagt, wird von heftigen Streckkrämpfen befallen.
23	572	339	Rückenmark am 12. Brustwirbel durchschnitten, intermittirender Tetanus der Hinterextremitäten 10 Minuten lang.

1) Zu demselben Schluss kommt Minkowsky, welcher nach Strychninvergiftung im Gefolge der Reflexkrämpfe die Kohlensäure im Arterienblute eines Kaninchens auf 9,7% (0° C. 1 m.) = 12,8% (0° C. 76 cm) absinken sah (Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmak. 19 p. 27).

2) Salkowsky, Ueber die Möglichkeit der Alkalientziehung, Virchow Arch. 58 p. 1.

Derselbe, Bemerkungen über die Wirkung der anorganischen Säuren, ebenda 76 p. 368.

Derselbe, Arch. für exp. Path. u. Pharm. 7 p. 421.

3) Walther, Arch. für exp. Path. u. Pharm. 7 p. 148.

4) Zuntz, Beiträge zur Physiol. des Blutes, Diss. Bonn 1868.

Die Tabelle zeigt, dass in der That durch Tetanisirung der Muskeln die Alkalescenz des Blutes bei Kaninchen erheblich abnimmt. Diese Abnahme kann sogar soweit gehen, dass sie den Tod herbeiführt (cfr. p. 237).

Fassen wir zum Schluss des Capitels das für die vorliegende Arbeit wesentlichste Resultat kurz zusammen, so ist diess der Nachweis, dass die Veränderungen im absoluten Gasgehalt des arteriellen Blutes nicht herangezogen werden dürfen zur Erklärung der Dyspnoe bei Muskelaktion.

Wenn überhaupt die Gase die Ursache derselben sind, so könnte dies jetzt nur durch eine Aenderung der Tension derselben erklärt werden.

Die Berechtigung dieser Annahme soll im nächsten Capitel geprüft werden.

Capitel V.

Die Tension der Gase im arteriellen Blute.

Wenn die Tension der Gase eine Vermehrung der Athemthätigkeit hervorrufen soll, so muss entweder die Sauerstofftension sinken oder die Kohlensäure - Tension steigen, oder beides zusammen geschehen.

Den Sauerstoff betreffend, so ist seine Tension ceteris paribus gegeben durch das Verhältniss, in welchem Oxyhämoglobin mit reducirtem Hämoglobin gemischt ist. Dieses Verhältniss ermittelt man am einfachsten, indem man die eine Hälfte einer Blutportion direct nach dem Aderlass entgast, die andere, nachdem man sie durch Schütteln mit Luft bei Körpertemperatur vollkommen mit Sauerstoff gesättigt hat. — Der etwa gleichzeitig ermittelte Sauerstoffdruck in den Lungenalveolen giebt den Maximalwerth, welchen die Sauerstoffspannung des Arterienblutes höchstens erreichen kann.

Eine analoge Beziehung besteht für die Kohlensäuretension zwischen dem Gehalt des Blutes an alkalisch reagirenden Substanzen und an Kohlensäure. Der erstere der beiden die Tension beherrschenden Factoren ist aber nicht mit genügender Sicherheit zu ermitteln, weil unmittelbar nach dem Verlassen der Ader progressive Veränderungen der Alkalescenz Platz greifen (vgl. Zuntz, Beiträge zur Physiologie d. Blutes, Bonn 1868, p. 21; Strassburg,

Pflügers Archiv 6 S. 79). Wir werden daher über die Kohlensäuretension auf einem mehr indirecten Wege Aufschluss zu suchen haben; für den Sauerstoff beantworten die folgenden Analysen unsere Frage:

Zur Technik dieser Versuchsreihe ist nur zu bemerken, dass das Blut aus der Arterie in ein Gabelrohr fliesst, dessen einer Schenkel zur Messkugel der Pumpe, der andere zu einer Flasche führt, in welcher das Blut mit Quecksilber defibrinirt wurde, um nachher mit Luft gesättigt zu werden. Bei den letzten Versuchen wurde der Apparat zum Auffangen der Blutproben derart verbessert, dass er ein ungleiches Fliessen der zu vergleichenden Blutportionen unmöglich machte und so deren absolute Identität garantirte. Zwei zur Aufnahme der Blutproben bestimmte gleich lange Cylinder, deren einer etwa 7 ccm, der andere weitere ca. 12 ccm fasste, standen in derselben Quecksilberwanne, oben durch ein Glasrohr von 1 mm Durchmesser mit einander communicirend. Ein Zweiweghahn stellte in der einen Stellung diese Communication her, in der andern verband er das Innere des engeren Cylinders mit dem Recipienten der Pflüger'schen Pumpe. Ein zweiter Zweiweghahn, bis zu welchem das ganze System vor dem Versuche mit Quecksilber gefüllt ward, vermittelte die Verbindung mit der Canüle, welche sich in der Arterie des Thieres befand. Nachdem durch diesen Hahn etwas Blut ausgespritzt war, wurde er um 120° gedreht, das Blut trat in den Cylinder gleichmässig ein, füllte sie und trat dann gleichzeitig aus den auf etwa 5 mm verengten untern Oeffnungen beider Cylinder in demselben Augenblick aus. Jetzt wurde die Blutzufuhr abgesperrt und sofort durch entsprechende Drehung des zugehörigen Hahnes der ganze Inhalt des engeren Cylinders in den luftleeren Recipienten der Pumpe gebracht. Da das Blut den ganzen Cylinder erfüllt hatte, war seine Menge durch die Calibrirung des Cylinders genau bekannt. Das gleichzeitig in dem weitern Cylinder aufgefangene Blut wurde defibrinirt und dann zur Sättigung benutzt.

Das Princip der Methode ist eine Combination des Verfahrens, welches Alex. Schmidt zuerst zum Auffangen mehrerer identischer Blutportionen benutzt hat (vgl. Abbildungen in Hermann's Hdb. d. Physiol. IV, 2 p. 46) und der von Geppert, Zeitschrift f. klin. Med. Bd. 2 Heft 2, beschriebenen und controlirten Messmethode. Die Sättigung geschah in den folgenden Versuchen mit

Hülfe eines Schüttelapparates und war daher zuverlässiger noch als in dem auch hier zu verwerthenden Versuche vom 8. 7. 85 (p. 227), wo das Schütteln mit der Hand bewirkt wurde.

Versuch XXIV 30. 7. 85.

Kaninchen von 3100 g Gewicht, wie die vorigen präparirt, Operation beendet 10h Vm. 1h 5 Temp. 38,5. 1h 25 bis 1h 30 intermittirender Tetanus. 1h 30 Entblutung.

Directe Auspumpung giebt: 14,6 % O; 25,82 % CO_2.
Das bei 38° C. gesättigte Blut: 14,91 % O; 10,53 % CO_2.

Versuch XXV 14. 10. 85.

Grosses weibliches Kaninchen wurde präparirt, wie die vorigen. Durch Abgleiten des Instruments wurde bei der Rückenmarkstrennung die Pleurahöhle verletzt, so dass ein durch die Sektion constatirter Pneumothorax entstand.

Operation beendet 11h 15. Temp. 1h 40 = 39,2.
Intermittirender Tetanus 1h 49—2h 0.
Entblutung 2h 0.

Directe Auspumpung ergiebt: 10,33 % O; 20,86 % CO_2.
Nach Sättigung bei 38° C.: 11,25 % O.

Der Pneumothorax hat selbstverständlich die absolute Sättigung verhindert. Es bleibt bemerkenswerth, dass sie so nahezu erreicht wurde.

Versuch XXVI 24. 10. 85.

Kaninchen von 2600 g, wie die vorigen präparirt. Temp. des Thieres 11h 15 = 39,2. Die Electroden liegen höher als sonst; das abgetrennte Rückenmarksende wird direct von den reizenden Strömen getroffen, daher viel kräftigerer und mehr Muskeln betreffender Tetanus als sonst.

Der Tetanus dauert von 11h 55—12h.
Aderlass 12h 2.

Die directe Auspumpung ergiebt: 15,83 % O; 12,60 % CO_2.
Nach Sättigung bei 39° C.: 17,94 % O; 6,93 % CO_2.

Hier bleibt der O weiter von der Sättigung entfernt, was möglicher Weise auf der Erschöpfung des Respirationscentrums beruht[1]). Der sehr niedrige Kohlensäurewerth zeigt, dass es bei

1) Die bekannten Versuche von Pflüger und Alex. Schmidt legen übrigens auch die Erwägung nahe, dass der lange, heftige Tetanus eine reichliche Anhäufung reducirender Substanzen im Blute zu Wege gebracht habe, so dass während des Einströmens des Blutes in die Messkugel sich schon eine merkliche Sauerstoffzehrung vollziehen könnte.

Kaninchen möglich sein wird, durch Tetanus eine so reichliche Säurebildung hervorzurufen, dass dadurch das Alkali des Blutes fast vollkommen gesättigt wird. Geht diese Säurebildung noch etwas weiter als in diesem Versuche, so würde das Thier wohl gerade so wie in Walthers Experimenten mit directer Säurezufuhr zu Grunde gegangen sein. — Ein Beispiel von Tod durch derartige Säurebildung haben wir wahrscheinlich in dem Versuche vom 22. 10. 85, wo es in Folge von mancherlei Missgeschick nicht gelang, den gewollten Aderlass auszuführen und wo deshalb das kräftige Tetanisiren binnen $1^1/_2$ Stunden dreimal je 5 Minuten lang ausgeführt wurde. Nach der dritten Reizung starb das Thier, ohne Blut verloren zu haben unter den Erscheinungen des Collaps mit starker Dyspnoe. Da der Vergleich mit dem Tetanus fehlt, hat der vorher in der Ruhe gemachte Aderlass nur als weiteres Beispiel für den Gasgehalt normalen Kaninchenblutes Interesse. Er ergab 12,66 % O, 34,00 % CO_2.

Ganz ähnliche Werthe der Sauerstoffsättigung wie die angeführten fanden wir in 2 Versuchen, in welchen analog den Versuchen in Capitel III die Möglichkeit einer reflectorischen Erregung des Athemcentrums von den Lungen her ausgeschlossen werden sollte. Wie dort wurden zu diesem Behufe die Vagosympathici am Halse und das Rückenmark am siebenten Halswirbel durchschnitten. Diese Versuche wurden an ziemlich grossen Hunden angestellt. Bei ihrer Ausführung betheiligte sich Herr stud. agron. Levi aus Constantinopel.

Versuch XXVII 16. 7. 86.

Directe Entgasung		Sättigung mit Luft	
CO_2	O	O	
43,82	17,88	18,75	Tetanus.
38,67	18,50		Ruhe.
32,12	18,81	—	Tetanus.

Die zur Sättigung bestimmten Proben von Blut II und III waren am anderen Morgen zersetzt.

Versuch XXVIII 28. 7. 86.

	Directe Entgasung CO_2	Directe Entgasung O	Sättigung mit Luft O	Zahl der Blutkörperchen p. cbmm	
I	40,45	12,19	16,09	4204000	Ruhe.
II	32,14	16,22	[18,56[1]]	5015000	Tetanus.
III	35,83	12,55	13,21	3687000	Ruhe.

Um die Frage, ob die Tension des Sauerstoffs im arteriellen Blute unter der Einwirkung des Tetanus verändert sei, zu entscheiden, müssen wir die relative Sättigung bei Ruhe und Arbeit mit einander vergleichen. Ueber die erstere liegen zwar eine Anzahl Angaben von Pflüger, Aug. Ewald, Paul Bert u. A. vor, dennoch hielten wir es für richtig, auch selbst einige Bestimmungen genau nach derselben Methode, wie die eben mitgetheilten, zu machen. Einige Versuche wurden auch an denselben Thieren angestellt, bei welchen die Tension im Tetanus geprüft wurde und diese sind vorstehend bereits mitgetheilt (cfr. p. 227, p. 236); hierzu kommt:

Versuch XXIX 30. 10. 85.

Einem Kaninchen von 2080 g wird Vm. 10^h eine Canüle in die Art. fem. eingelegt; unmittelbar nachher Temp. 38,6. Das Thier sitzt ruhig und frisst. Resp.-Frequ. 58—60 p. M. Um 11^h muss die Canüle von einem Gerinnsel befreit werden, darauf werden Canüle und Schlauch mit Lösung von SO_4Mg gefüllt.

12^h 30 Aderlass, das Thier hatte sich in den vorhergehenden Minuten viel bewegt, ohne grössere Anstrengung gemacht zu haben; das Blut floss sehr langsam und ziemlich gleichmässig in die Messkugel der Pumpe und in eine offene Flasche, welche ein wenig Quecksilber zum Defibriniren enthielt. Um die Mitte des Aderlasses wurde das Thier etwas unruhig, worauf alsbald hellere Farbe des ausfliessenden Blutes bemerkt wurde.

---

1) Die Sauerstoffsättigung des Blutes misslang, die Capacität wurde aus der Zahl der Blutkörperchen verglichen mit der in Versuch I und III berechnet, es ergibt sich die Sauerstoffcapacität.

aus I pr. 1 Million Blutkörperchen = 3,83 %,
aus III „ 1 „ „ = 3,58 %,
im Mittel „ 1 „ „ = 3,70 %,
demnach zu erwarten in II bei 5015000 Blutkörp. 18,56 %.

Die Analyse ergab:

Directe Auspumpung: 13,54 % O; 31,15 % CO_2.

Nach Sättigung mit Luft: 14,26 % O; 9,69 % CO_2 bei 38° C.

Unsere für die Vergleichung der Sauerstoffsättigung des Blutes bei Ruhe und Tetanus verwendbaren Beobachtungen sind in der folgenden ohne Weiteres verständlichen Tabelle zusammengestellt.

Tabelle XXIV.

Nr. des Versuchs.	Ruhe. Des arteriellen Blutes			Muskelthätigkeit. Des arteriellen Blutes			
	Sauerstoff-		Relative	Sauerstoff		Relative	
	Gehalt.	Capacität.	Sättigung in Procenten.	Gehalt.	Capacität.	Sättigung in Procenten.	
13	17,90	18,77	96%				
24				14,60	14,91	97%	
26				15,83	17,94	88%	
27				17,88	18,75	95%	Hohe Rückenmarkstrennung.
28	12,19	16,09	76%	16,22	18,56[1]	87%	Hohe Rückenmarkstrennung.
28	12,55	13,21	95%				Hohe Rückenmarkstrennung.
29	13,54	14,26	95%				
20	13,81	15,68	88%				

Aus den in der vorstehenden Tabelle zusammengestellten Zahlen erkennt man ohne Weiteres, dass von einer Herabsetzung der Sauerstofftension bei Muskelarbeit keine Rede sein kann. Die relative Sättigung bewegt sich in den Ruhe- und Arbeitsversuchen in denselben Grenzen. In dem Versuche 28, dem einzigen, in welchem es gelang, am selben Thiere kurz hintereinander bei Ruhe und Tetanus die relative Sättigung festzustellen, war diese, also auch die Sauerstofftension im Tetanus höher.

Nachdem wir gesehen, dass absolute Menge und Tension des Sauerstoffs im Blute bei der Arbeit gegenüber der Ruhe erhöht, und gleichzeitig der absolute Gehalt an CO_2 vermindert ist, bleibt als letzte Möglichkeit, die verstärkte Athmung aus einer Aenderung der Blutgase abzuleiten, die Annahme, es sei die Tension der CO_2 im arteriellen Blute der arbeitenden Thiere erheblich gesteigert.

1) Aus der Blutkörperchenzahl berechnet.

Wie gross die Steigerung der Kohlensäuretension sein müsste, wenn sie die erhöhte Athemthätigkeit bei der Arbeit bedingen söllte, haben wir durch eine besondere Versuchsreihe festgestellt. Wir brauchten zu diesem Behufe den CO_2-Gehalt der Lungenluft nur so lange zu steigern, bis die Athemgrösse ähnlich hoch war, wie bei einer kräftigen Muskelaction; dies geschah durch Zugabe angemessener Kohlensäuremengen zur Inspirationsluft. Die Versuchsanordnung schliesst sich an die in Capitel II beschriebene eng an. Wir leiteten bei dem p. 196 beschriebenen Arrangement über das Inspirationsventil hin einen Strom gut gewaschener Kohlensäure. Dieselbe mengte sich so der Inspirationsluft bei, ohne dass die Widerstände für die Athmung irgend welche Aenderung erfuhren. Unter steter Ablesung der Athemgrösse an der Gasuhr, wird der anfangs minimale Kohlensäurestrom allmählich gesteigert, bis die Athmung ähnliche Grössen zeigt, wie bei einer vorher beobachteten Muskelaction.

Da hier auch die Frage interessirte, ob die Vagusendigungen in den Lungen für Kohlensäurereiz empfindlich wären, wurden derartige Versuche vor und nach Vagusdurchschneidung angestellt.

In dem Vers. III vom 27. 9. 84, dessen ausführliches Protocoll, soweit es bisher in Betracht kam, p. 202 und 210 mitgetheilt ist, wurden folgende bezügliche analytische Daten erhoben:

Tabelle XXV.

Zeit.	Athemgrösse.	Sauerstoffdeficit (in der Exspirationsluft)	Kohlensäure (in der Exspirationsluft)	Sauerstoffverbrauch pr. Kilo u. Minute.	Verhalten des Thieres.
11h 0—8	1281	2,75	3,60	20,08	Tetanus.
11h 9½—12	940	2,60	2,94	13,97	Nachwirkung des Tetanus.
11h 44—56	482	4,73	3,64	13,03	Ruhe.
12h 2—12	800	3,00	5,00	13,71	CO_2-Athmung.
1h 23—32	1095	2,13	2,68	13,34	Tetanus. (Vagi durchschnitten.)
1h 55—2h 8	585	3,92	2,77	13,10	Ruhe. (Vagi durchschnitten.)
2h 13—22	996	1,89	4,26	10,78	CO_2-Athmung. (Vagi durchschnitten.)

Im Vers. VIII v. 30. 9. 84 cf. p. 213, Kaninchen mit hoher Rückenmarksdurchschneidung, wurde das analoge Experiment angefügt.

Es ergab sich:

Tabelle XXVI.

Zeit.	Athemgr.	In der Exspirationsluft		Verhalten d. Thieres.
		Sauerst.-deficit.	CO_2.	
11h 23—30	1577	1,78	1,78	Tetanus.
11h 32—37	1740	1,87	2,15	Nachwirk. d. Tetan.
12h 9—34	804	3,22	2,09	Ruhe.
12h 45—51	2016	1,41	4,13	CO_2-Athmung.

Das zeitliche Verhalten der Athemsteigerung bei Zufuhr von Kohlensäure zeigen folgende Zahlen der Athemgrösse p. Min.

1) Versuch III 27. 9. 84 bei intacten Vagis:
   Ruhe vor Einleiten der CO_2: 520, 470, 450, 440, 500, 500, 480, 420, 490, 490, 510, 480, 510.
   Einleit. von sehr wenig CO_2: 420, 520.
   Einleit. von mehr CO_2 (von jetzt ab constant): 670, 840, 690, 770, 800, 750, 820, 820, 800, 800, 900, 840.
   Athmung atmosphärischer Luft: 860, 570, 630, 490. 540, 540.
2) Derselbe Versuch nach Durchschneidung der Vagi:
   Ruhe: 570, 520, 510, 650, 500, 620, 550, 550, 560.
   Einleiten von Kohlensäure: 500, 700, 870, 1090, 990, 1050, 970, 1030, 1010, 910, 1050.
   Wieder Athmung atmosphär. Luft: 860, 740, 650, 560, 620, 620, 610, 550, 590.

Wie man sieht macht die Durchschneidung der Vagi gar keinen Unterschied in der Stärke und dem zeitlichen Verlauf der Wirkung der Kohlensäure.

3) Im Versuch VIII 30. 9 84 bei hoch durchtrenntem Rückenmark fanden wir folgende Athemgrössen:
   Ruhe: 860, 790, 770, 830, 700, 750, 860 (im Durchschnitt von 6 Min.), 850, 900.
   Einl. von Kohlensäure: 850, 1050, 1700, 1920, 1980, 1950, 2000, 2050, 2200.
   Wieder atmosphär. Luft: 1700, 1300, 1090, 840, 950.

In diesen Versuchen haben wir die Kohlensäuretension der Exspirationsluft, also auch die des arteriellen Blutes verglichen mit dem Ruhezustande um $1^1/_2$ bis 2 Procente in die Höhe treiben müssen, um annähernd gleiche Effecte zu erhalten, wie in den vorangehenden Tetanis. Wollte man nach dieser Erfahrung den Effect der Muskelaction auf eine Erhöhung der Kohlensäuretension im arteriellen Blute zurückführen, so müsste man angesichts der Thatsache, dass beim Tetanus die Kohlensäurespannung in der Exspirationsluft, folglich auch in den Alveolen herabgesetzt ist, annehmen, dass der Spannungsausgleich zwischen der Kohlensäure des Blutes und der Alveolarluft in den Lungen ein sehr unvollkommener sei. Diese Annahme aber steht mit folgenden Thatsachen in Widerspruch. Exner[1]) hat durch exacte Versuche gezeigt, dass die Geschwindigkeit der Diffusion der Gase durch feuchte Lamellen dem Absorptionscoefficienten der Flüssigkeit für das betreffende Gas direct und der Quadratwurzel der specif. Gewichte der Gase umgekehrt proportional ist. Daraus folgt, dass bei gleicher Spannungsdifferenz in der Zeiteinheit dreissigmal mehr Kohlensäure als Sauerstoff eine feuchte Membran passirt. Dass diese Beziehung auch in der lebenden Lunge Gültigkeit hat, kann man leicht beweisen, indem man eine lebensfrisch entnommene lufthaltige Froschlunge am Bronchus abbindet und in einen Cylinder voll reiner CO_2 senkt: in wenigen Secunden bläht sich die Lunge erheblich auf; hat man dagegen die Lunge vor dem Abbinden des Bronchus mit Kohlensäure gefüllt, so sinkt sie in kurzer Zeit zusammen, die Kohlensäure diffundirt also nach jeder Richtung sehr viel rascher, als die atmosphärische Luft (O und N) durch das Lungengewebe hindurch.

Nun ist durch die Blutgasanalysen von August Ewald (Pflügers Arch. VII p. 575) nachgewiesen, dass unter günstigen Umständen das arterielle Blut in den Lungen sich fast vollkommen mit Sauerstoff sättigen kann. Wir haben ähnliches in der Ruhe, wie im Tetanus öfters bei spontan athmenden Thieren beobachtet, so in einem in dieser Arbeit nicht weiter verwertheten Falle, bei einem alten Hunde eine relative Sättigung von 99 % in andern solche von 96—97 % (vgl. Tabelle XXIV p. 239). Die tonometrischen Versuche von Herter[2]), welche als Minimalwerthe über

1) Exner, Poggendorfs Annalen, Bd. 155 (1875) p. 321 u. 443.

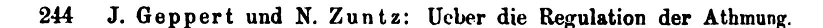
2) Herter, Zeitschrift f. physiol. Chemie III S. 98.

10 % Sauerstoffspannung im arteriellen Blute ergaben, zeigen dasselbe. Wenn nicht immer so vollkommene Sättigung des arteriellen Blutes mit Sauerstoff gefunden wird, so liegt dies an accessorischen Momenten, welche wir p. 231 erörtert haben. Das öftere Vorkommen nahezu vollkommener Sauerstoffsättigung des Arterienblutes genügt zum Beweise, dass die Diffusionsbedingungen hinreichend vollkommen sind, um eine solche herbeizuführen. Wenn dies aber der Fall ist, muss der Diffusionsausgleich zwischen Kohlensäure des Blutes und der Alveolen, für welchen die physikalischen Bedingungen dreissigmal günstiger sind, ein fast absolut vollkommener sein. Wir dürfen demgemäss aus der Herabsetzung der Kohlensäurespannung in der Exspirationsluft, welche wir fast regelmässig bei Muskelthätigkeit constatirten, auf eine gleichsinnige Aenderung der Spannung im arteriellen Blute schliessen [1]), jedenfalls aber können wir mit Bestimmtheit behaupten, dass diese Spannung nicht erhöht ist, am wenigsten in so beträchtlichem Maasse, wie dies nach den letztmitgetheilten Versuchen nöthig wäre, wollte man aus erhöhter Kohlensäuretension die verstärkte Athmung erklären [2]).

Nun wirkt allerdings nicht die Tension der CO_2 des arteriellen Blutes direct auf die nervösen Apparate, sondern die in diesen selbst herrschende, und es ist noch zu beweisen, dass auch diese nicht steigt. Die Führung dieses Beweises auf experimentellem Wege erscheint uns vorläufig unmöglich, doch glauben wir, dass die folgenden Betrachtungen hinreichende Sicherheit beanspruchen dürfen. Diese Tension ist Funktion der CO_2-Produktion im Organ und der Wegführung durch das Blut. Erstere dürfte in unserm Falle sich nicht ändern, wenigstens nicht ehe die er-

1) Dieser Schluss gewinnt an Sicherheit durch die Erwägung, dass die bei Muskelarbeit stattfindende Vertiefung der Athemzüge den Unterschied in der Zusammensetzung von Exspirationsluft und Alveolenluft verkleinert, dass also das Herabgehen der CO_2 in ersterer ein noch stärkeres Herabgehen in letzterer anzeigt.

2) Wir haben geglaubt, bei diesen Betrachtungen auf die Arbeit des Herrn Prof. E. Fleischl von Marxow: „Eine bisher unbekannte Wirkung des Herzschlags (Beiträge zur Physiologie Carl Ludwig gewidmet, Leipzig 1887) nicht eingehen zu sollen. — Der eine von uns hat in diesem Bande des Archivs den Nachweis zu führen gesucht, dass diese Arbeit keinen Anlass gibt, die bisherigen Anschauungen von der Natur des Gasaustausches in den Lungen zu modificiren.



höhte Thätigkeit, deren Ursache wir eben suchen, in Gang gekommen ist. Die Wegführung der CO_2 hängt ab von der Geschwindigkeit des Blutstroms und von der Aufnahmefähigkeit des Blutes. Die Geschwindigkeit ist bei der Muskelaction wohl sicher nicht verlangsamt, die Aufnahmefähigkeit, welche bedingt ist durch die Alcalescenz des Blutes scheint bei den Hunden nach unseren Versuchen sich nicht wesentlich zu ändern, bei den Kaninchen nimmt sie unzweifelhaft ab. An und für sich würde es daher bei der letzteren Thierart wohl möglich sein, dass CO_2-Anhäufung im Gewebe der Med. obl. zur Steigerung der Athmung mitwirkt. Dass dies, wenn überhaupt, nicht in merklichem Grade der Fall sei, beweist die Rückkehr der Athmung zur Norm längstens eine Viertelstunde nach Beendigung des Tetanus. Um diese Zeit und später ist die Alcalescenz des Blutes noch ebenso niedrig, wie zu Ende des Tetanus; das beweist der von uns 40 Minuten nach dem Tetanus gewonnene niedrige CO_2-Werth des arteriellen Blutes.

Resumiren wir den Inhalt des letzten Capitels, so ergibt sich: *weder Sauerstoff- noch Kohlensäuretension des arteriellen Blutes erfahren durch die Muskelthätigkeit eine solche Aenderung, dass wir im Stande wären aus ihr die Vermehrung der Athmung zu erklären.*

Fassen wir den Inhalt unserer Untersuchungen über die Blutgase überhaupt zusammen, so ergiebt sich, *dass es nicht mehr gestattet ist, die Dyspnoë bei Muskelaction aus Veränderungen der Blutgase abzuleiten.*

Und mit diesem Satz gelangen wir zu dem wichtigsten Resultate unser Arbeit:

Da bewiesen ist, dass eine Veränderung der Blutmischung bei der Muskelaction die vermehrte Athmung hervorruft, da ferner bewiesen ist, dass die Gase des Blutes nicht eine solche Aenderung erfahren, dass aus ihr dieselbe erklärt werden könnte, so bleibt nur übrig anzunehmen, *dass das Blut bei der Arbeit aus den sich contrahirenden Muskeln unbekannte Stoffe aufnimmt, welche das Respirationscentrum reizen*[1].

1) Da während des normalen Lebens auch bei äusserer Ruhe beständig Muskelarbeit vollführt wird (Herz, Athmung), haben selbstverständlich die in ihrer Wirkung charakterisirten Substanzen auch in der Ruhe Antheil an der Erregung des Athemcentrums.

Welcher Natur diese Stoffe sind, das werden spätere Arbeiten zu bestimmen haben. Nach unsern Untersuchungen können wir nur ein physiologisches Charakteristikum derselben anführen: Sie werden normal entweder sehr schnell eliminirt, oder sehr schnell zerstört.

Sind aber die Ausscheidungs- und Oxydations-Verhältnisse ungünstig (bei hoher Rückenmarksdurchschneidung), so kreisen sie länger als normal im Blut.

Das Resultat unserer Arbeit ist nach dem Gesagten zusammenfassbar in dem einen Satz:

Bei der Muskelarbeit entstehen Substanzen, welche in das Blut übergehen und direct das Athemcentrum reizen.

(Aus dem thierphysiolog. Laboratorium der landwirthsch. Hochschule zu Berlin.)

Experimentelle Studien über das Athemcentrum in der Medulla oblongata und die Bedingungen seiner Thätigkeit.

Von

Dr. A. Loewy in Berlin.

Ueber die Athembewegungen und deren Innervation beim Kaninchen veröffentlichte vor kurzem Marckwald[1]) eine ausführliche, auf zahlreiche, fast das ganze Gebiet umfassende Experimente basirte Arbeit, welche, wenn die Schlüsse, die der Verfasser aus den darin niedergelegten Beobachtungen zieht, als allgemein gültig anzuerkennen wären, geeignet sein dürfte, neben dem Zuwachs an

1) Zeitschrift für Biologie, Bd. XXIII, N. F, Bd. V. s. auch Kronecker u. Marckwald: Du Bois-Reymonds Arch. 1880, S. 440 und Kronecker: Altes und Neues über das Athmungscentrum: D. med. Wochenschr. 36—37, 1887.

positivem Wissen in nicht wenigen Punkten unsere jetzt geltenden Anschauungen zu modificiren. Besonders deutlich geht dies hervor aus den der Arbeit angefügten und die Resultate noch einmal kurz zusammenfassenden Sätzen.

Unter diesen wiederum sind besonders die auf das Athemcentrum und dessen Innervation bezüglichen hervorzuheben einmal ihrer prinzipiellen Wichtigkeit wegen, dann aber, weil gerade hier der Verfasser zu bemerkenswerthen Ergebnissen kommt und Ansichten entwickelt, die dem bisher Gelehrten theilweise direct zuwiderlaufen. Die betreffenden Thesen lauten:

4.[1]) Die Athemcentra in der Med. oblongata sind sowohl automatisch thätig, als auch reflektorisch erregbar.

5. Das automatisch thätige Athemcentrum kann nur Athemkrämpfe auslösen, keine regelmässigen rhythmischen Athembewegungen.

6. Die normale rhythmische Athmung ist ein reflektorischer Akt, vornämlich ausgelöst durch die Nn. vagi, welche verhindern, dass die im Centrum sich anhäufenden Spannungen unnatürlich wachsen, vielmehr die inhärenten Erregungen des Athemcentrums in regelmässige Athembewegungen umsetzen. (Entlader.)

. . . .

8. Nächst den Vagi sind die oberen Hirnbahnen für die Auslösung regelmässiger rhythmischer Athmung von grosser Bedeutung.

. . . .

17. Die normale Erregung des Athemcentrums ist nicht vom Blutreize abhängig: weder von dem Sauerstoffmangel, noch von dem Kohlensäureüberschuss des Blutes. . . . .

Die Methodik, welche Marckwald befolgte, um die Art der Lebensäusserung des Athemcentrums in der med. oblong. festzustellen und den Einfluss nachzuweisen, welchen die mit ihm in Verbindung stehenden nervösen Bahnen darauf ausüben, bestand darin, dass er die Ausfallserscheinungen studirte, welche auftraten, wenn das Centrum mehr und mehr von diesen Verbindungen gelöst wurde, bis es als isolirt, als unabhängig von allen peripherischen Erregungen angesehen werden konnte. Er schliesst aus seinen Versuchen, dass besonders zwei Verbindungen von Wichtig-

1) Die Nummern entsprechen den in der Markwald'schen Arbeit sich findenden.

keit für die normale Athmung sind, nämlich die mit dem Grosshirn und die mit den Nervis Vagis, dass schon nach ihrer Ausschaltung das Athemcentrum wie das vollkommen isolirte sich verhalte, da die Lösung aller nun noch bestehenden Verbindungen nichts an dem Athemtypus, wie er sich nach Trennung der ersten beiden Wege herausgebildet habe, ändere. Dieser Typus der Athmung ist der in These 5 ausgedrückte: Keine regelmässigen rhythmischen Athembewegungen existiren mehr, sondern arhythmische Athemkrämpfe.

Bei der Neuheit dieser Anschauung, die mit der bis jetzt gangbaren, u. a. besonders von Rosenthal[1]) in seinen Studien über Athembewegungen vertheidigten in vollem Widerspruch steht, schien eine Nachprüfung mir geboten, um so mehr als Marckwald's Abhandlung eine genügende Erklärung, weshalb die früheren Autoren zu abweichenden Resultaten gelangt sind, vermissen lässt.

Die Versuche, die, im Laboratorium des Herrn Prof. Zuntz ausgeführt, im Folgenden näher beschrieben werden sollen, beschäftigten sich daher im Anschluss an das eben Dargelegte mit den Fragen, welche Rolle die normalen vom Hirn und den Nn. vagis übermittelten Erregungen bei der Athmung spielen, mit anderen Worten, welches die Thätigkeit sei, die das Athemcentrum nach Fortfall dieser normalen Erregungen vermittle; ferner ob und eventuell wie die chemische Zusammensetzung des Blutes auf diese Thätigkeit des Athemcentrums einzuwirken vermöge.

Was den Gang der Untersuchung betrifft, so ergab sich dieser für die erste Frage, die ich vorderhand allein berücksichtigen will, in einfacher Weise dahin, dass 1) die Art der Athmung nach Trennung der Med. oblong. oberhalb des Athemcentrums 2) die Veränderungen, die nach darauffolgender Vagotomie mit ihr vor sich gehen, festgestellt wurden. — Da mir daran gelegen war, ein möglichst vollständiges Bild des Athmungsvorganges zu erhalten, so wurden folgende vier für die Athmung wichtigen Faktoren theils durch direkte Beobachtung, theils durch Aufzeichnen von Curven der Betrachtung unterzogen: 1. die Frequenz; 2. der Rhythmus; 3. der Effekt der Athmung, d. h. die Grösse der in der Zeiteinheit geathmeten Luftvolumina; 4. der intrathorakale Druck.

---

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865, S. 115.

Die Anordnung, durch welche dies erreicht wurde, sowie die Ausführung der Versuche im Allgemeinen war folgende. Bei den nur im Beginn mit Aether narkotisirten Thieren wurde zuerst die Med. oblong. oberhalb des Athemcentrums durchtrennt und zwar wurde diese Operation theils nach der von M. in seiner Arbeit angegebenen Methode ausgeübt, d. h. es wurde nach Trepanation des Occiput durch die Trepanöffnung hindurch die Trennung vollzogen, theils wurden die oberflächlichen und tiefen Nackenmuskeln von ihrem Ansatz am Hinterhaupt abgelöst, die Membrana obturatoria gespalten und möglichst nahe am Athemcentrum die Med. oblong. durchschnitten. In jedem Falle habe ich, was ich hier gleich anführen möchte, zwecks genauerer Untersuchung den Schädel in Alkohol gehärtet und mich später an den gehärteten Präparaten überzeugt, dass wirklich alles durchtrennt war. Sodann wurde die Tracheotomie ausgeführt und eine Y-förmige Kanüle eingelegt, es folgte Anschlingung der Vagi und Eröffnung des Oesophagus, in welchen zur Messung des intrathorakalen Druckes gleichfalls eine Kanüle und zwar bis etwa zur Mitte der Brust eingeführt wurde. Letztere stand mit einem Wassermanometer in Verbindung, welches so eingestellt wurde, dass die Flüssigkeitssäule auf der Höhe der passiven Exspiration in beiden Schenkeln gleich stand. Jede inspiratorische Erweiterung des Thorax wurde demgemäss durch Ablenkung nach der einen Richtung, aktive Exspiration durch Ablenkung nach der anderen angezeigt. Die beiden freien Schenkel der Trachealkanüle führten zu je einem leicht spielenden Darmventile, deren eines, der Inspiration dienende, mit der freien Luft communicirte, indess das Exspirationsventil zu einer genau äquilibrierten Gasuhr führte, welche die geathmeten Luftmengen anzeigte. Diese Anordnung war also im wesentlichen dieselbe wie sie Zuntz und Geppert für ihre gasanalytischen Untersuchungen verwendet haben. Von der Oesophaguskanüle übertrug eine Nebenleitung die intrathorakalen Druckschwankungen auf einen Schreibhebel, der sie auf einer rotirenden Trommel aufzeichnete. Unter dieser Curve markirte ein Elektromagnet die geathmeten Luftvolumina, indem jedesmal, nachdem 100 ccm die Gasuhr passirt hatten, ein Contakt auf einen Moment geschlossen wurde. Ein zweiter Elektromagnet markirte die Zeit.

In dem jetzt folgenden ersten Theil jeden Versuches wurden alle oben angeführten Daten nach alleiniger Durchtrennung der

Med. oblong. aufgenommen, dann wurden die Vagi ein- oder zweizeitig durchtrennt und dieselbe Versuchsreihe wiederholt. In einigen Versuchen wurden zur Lösung einer weiteren Frage Modificationen vorgenommen, über welche später berichtet werden soll. Während der ganzen Versuchsdauer wurden zur Vermeidung der Abkühlung die Thiere in einem Wärmapparat gehalten.

Nach dem eben mitgetheilten Plane wurde also im Allgemeinen von der nach Abtrennung des Hirns vor sich gehenden Athmung als der normalen ausgegangen; um mich aber zu überzeugen, ob eine solche der bisherigen Lehre entsprechende Präsumption wirklich gestattet sei, verfuhr ich zwecks genaueren Vergleiches dieser mit der Athmung des noch unversehrten Thieres in einigen Versuchen so, dass nach vorangeschickter Tracheotomie und Oesophagotomie bei noch intakten oberen Bahnen und Vagis sogleich alle oben genannten Bestimmungen gemacht und dann erst in zweiter Linie die Med. oblong., in dritter die Vagi durchschnitten wurden.

Als Wirkung der Durchschneidung der Med. oblong. ergab sich mir nun folgendes: Der erste Effekt war ein verschiedener; ein Theil der Thiere vertrug die Operation fast ohne Reaktion, die Athmung verlief — häufig nach einem längeren Athemstillstand — ruhig weiter, ohne dass eine Aenderung der Frequenz, des Rhythmus oder der Tiefe aufgefallen wäre, bei einem anderen Theil dagegen erfolgte, oft unter sehr heftigen Muskelzuckungen, eine Aenderung der Athmung dahin, dass sie nach gleichfalls häufig vorangegangener Athempause entweder sehr flach wurde, aber gleich frequent blieb oder tief und zugleich selten wurde. Nachdem aber der durch die Operation selbst gesetzte Reiz vorübergegangen war, glichen sich diese Abweichungen wieder aus, und wie in den zuvor erwähnten Fällen wurde auch hier Frequenz und Rhythmus annähernd wie er zuvor gewesen. — Ein eigenthümliches Phänomen beobachtete ich dabei in einigen Fällen. Es bestand darin, dass nach einer längeren Athempause der Athmungsprocess in der Weise wieder begann, dass zuerst nur durch Hautreize Athemzüge ausgelöst werden konnten u. zw. im Beginne je e i n Athemzug immer durch e i n e n Reiz, später 2, 3 und mehr Athemzüge durch einen solchen, bis endlich e i n spontaner Athemzug auftrat. An diesen schloss sich nach längeren Pausen ein zweiter und

dritter, dann wurde die Athmung intermittirend und ging endlich allmählich in eine regelmässige über.

Was die Athemvolumina und den intrathorakalen Druck vor und nach Durchtrennung der Med. oblong. betrifft, so geben darüber die Versuche Aufschluss, deren Anordnung bei Beschreibung der Methode an letzter Stelle erwähnt wurde. Die Resultate derselben sind naturgemäss, soweit sie sich auf die Verhältnisse vor der Abtrennung beziehen, keine ganz einwandfreien, denn, untersucht man an nicht narkotisirten Thieren, so sind äussere Erregungen ganz doch nicht abzuhalten und auch die durch die voraufgegangene Operation gesetzten Verwundungen und das Aufgebundensein selbst dürften nicht ohne Einfluss auf Zahl und Tiefe der Athemzüge sein; untersucht man am narkotisirten Thiere, so fallen allerdings diese Bedenken fort, aber man schaltet dafür einen neuen Faktor ein, dessen Bedeutung sich nicht klar überschauen lässt. In beiden Fällen werden deshalb die Resultate nur annähernde sein. Für meine Versuche, in deren erstem das Thier nicht narkotisirt war, während es im zweiten durch Chloralhydrat betäubt wurde, ergab sich folgendes:

I. Albinotisches männliches Kaninchen von 2260 g Gewicht.

Vor Durchschneidung der med. oblong.

	Frequenz.	Druck. mm	Athemvolumina pro Min. ccm	p. Athemzug ccm
Kurz nach dem Aufbinden	53	—52	1035	19,53
Kurz vor der Durchschneidung	40	—52	955	23,8
Nach Durchschneidung der Med. oblong.				
	34	—55	752	22,1

II. Braunes männliches Kaninchen von 1800 g Gewicht. Vor Beginn des Versuches chloralisirt, wird jedoch kurz vor Durchschneidung der Med. oblong. wieder munter.

Vor Durchschneidung der Med. oblong.

	Frequenz.	Druck. mm	Athemvolumina pro Minute. ccm	p. Athemzug ccm
In der Narkose	38	—30	410—420	10,9
Mit Aufhören derselben	47		steigend auf 680—750—800	16

Nach Durchschneidung der Med. oblong.

	Frequenz.	Druck mm	Athemvolumina pro Minute. ccm	p. Athemzug ccm
	43	—50 +3	allmählich fallend auf 480—440	10,6

Es ist nicht zu läugnen, dass in beiden Versuchen hinsichtlich der Frequenz und der Athemvolumina ziemlich bedeutende Verschiedenheiten vor und nach der Durchschneidung obzuwalten scheinen, aber schon bei Betrachtung allein des ersten Versuches muss auffallen, dass noch vor der Durchschneidung die Frequenz allmählich um $^1/_5$, das Athemvolum um $^1/_{10}$ absinkt, und es ist nicht ausgeschlossen, dass wenn auch für den Augenblick eine gewisse Constanz erreicht war, doch vielleicht bei noch längerem Zuwarten eine noch weitere Verminderung sich eingestellt hätte. Wenn ich auch von vornherein möglichst alle äusseren Eindrücke abzuhalten mich bemüht hatte, so kann ich diese Thatsache doch nur auf zunehmende Beruhigung des Versuchsthieres zurückführen, und ich werde in dieser Annahme durch die Resultate des zweiten Versuches bestärkt. Hier stimmen alle Werthe, welche ich vor der Durchschneidung, aber in Narkose erhielt, ziemlich genau überein mit den nach der Durchschneidung gewonnenen, ja sie sind in geringem Grade zu Ungunsten ersterer — wohl auf eine gewisse Depression zurückzuführen — ausgefallen. Dieser Versuch illustrirt zugleich, wie bedeutend der Einfluss ist, welchen bei wachen Thieren psychische und sensible Erregungen, mit denen die Ausführung des Versuches verknüpft ist, auf die Respiration haben. Ich glaube die Resultate beider Versuche in dem Sinne einer Bestätigung dessen, was bisher als Lehre galt, deuten zu dürfen, dass nämlich der Ausschaltung der oberen Bahnen aus ihrer Verbindung mit dem Athemcentrum ein wesentlicher Einfluss auf die Respiration nicht zukomme.

In der folgenden Tabelle I, in der zehn Versuche verzeichnet sind, welche ich aus der grossen Zahl der überhaupt angestellten allein berücksichtigte, weil bei ihnen die Sektion die völlige Durchtrennung unzweifelhaft nachwies, habe ich alle auf die nach Ausschaltung der Hirnbahnen vor sich gehende Athmung bezüglichen

Werthe zusammengestellt. Ich will daraus nur folgendes hervorheben: Die geathmeten Luftmengen und der intrathorakale Druck gehen stets proportional, so dass einem grösseren Athemvolumen ein stärkerer negativer Druck entspricht und umgekehrt. Für die Athemfrequenz trifft dies Verhältniss nicht zu, diese ist vielmehr bei hohem Athemvolumen bald gross, bald gering und wechselt bei niedrigen Athemluftmengen ebenso. Da nun das Athemvolum in allen Fällen der Grösse der Thiere entsprach — in einigen Versuchen wurde leider das Gewicht des Thieres zu bestimmen unterlassen und ich muss mich daher mit dieser allgemeinen Angabe begnügen — so folgt, dass die Frequenz mit der Grösse des Versuchsthieres in einem directen Zusammenhange nicht stand.

War nun auf dieser Stufe des Versuches der Athmungsmodus festgestellt, dann wurde im weiteren Verlaufe der eine Vagus durchtrennt. Es änderte sich die Athmung zwar sofort, aber nicht bedeutend, sie näherte sich derjenigen, die nach doppelseitiger Vagotomie bei sonst intakten Thieren auftritt, indem die Frequenz in mässigem Grade sank, z. B. in dem auf der Tabelle unter Nr. 2 verzeichneten Versuche von 32 auf 20, indem ferner die Athemvolumina gleichfalls sich verminderten, z. B. in Versuch 1 von 330 ccm auf 160—190 ccm oder in Versuch 2 von 570 ccm auf circa 400 ccm. Dagegen stieg der intrathorakale Druck an, in Versuch 1 von 30—40 mm auf 50—60 mm, in Versuch 2 von 22—24 mm auf 35—40 mm. Ein hiervon abweichendes Resultat erhielt ich nur in einem Versuche (Nr. 8), wo die Athmung in Bezug auf die Frequenz und die Luftmengen alle Charaktere derer zeigte, die sogleich als nach doppelseitiger Vagotomie eintretend, näher geschildert werden soll. Ein besonderes Merkmal bot sie nur dadurch dar, dass dabei je zwei Inspirationen, von welchen die eine sehr kurz, die zweite länger war, ziemlich so lang wie die Exspiration, die sie von der ersten trennte, sich ziemlich schnell einander folgten, von zwei weiteren demselben Typus folgenden Inspirationen getrennt durch eine sehr lange Exspiration (Fig. 1), welche die dreifache Dauer hatte, wie beide Inspirationen und die sie verbindende Exspiration zusammen (siehe Fig. 1b).

Ob dieser Athmungsmodus durch einen Reizzustand bedingt wurde, ist mir zweifelhaft, da er in gleicher Weise bis zur Durchschneidung des zweiten Vagus — über 15 Minuten später — andauerte. Eher wäre es möglich, dass der zweite Vagus schon in

seiner Leitungsfähigkeit gelitten hatte, denn seine Durchschneidung änderte an der Frequenz nichts mehr, und auch der Rhythmus

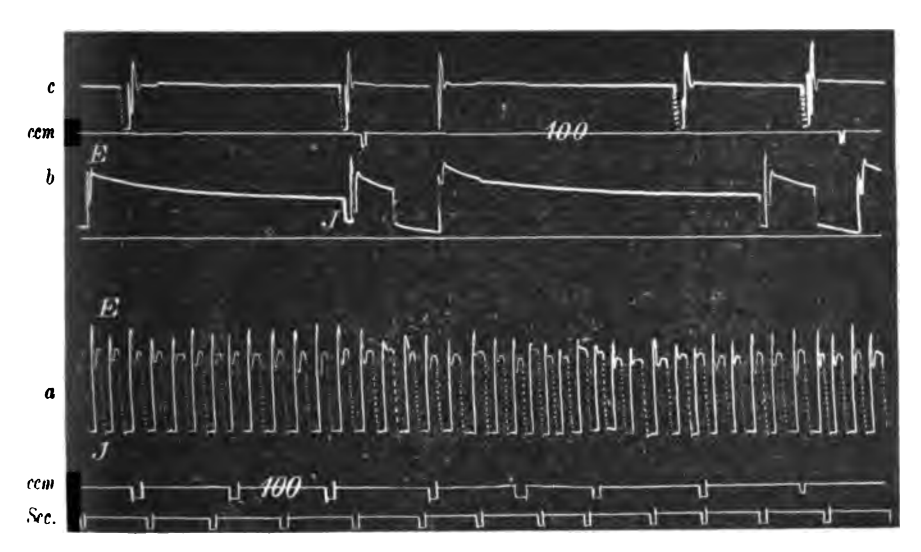


Fig. 1. Versuch 8. a) Athmung nach Durchtrennung der med. oblong. b) nach darauf erfolgter Sektion des einen, c) des zweiten n. Vagus.

blieb insofern gewahrt, als auch jetzt noch zwei Inspirationen gewissermaassen immer eine Gruppe bildeten (Fig. 1c). Der Zusammengehörigkeit wegen will ich hier im voraus bemerken, dass ich diesen Athmungstypus noch ein zweites Mal beobachtete, und zwar in Versuch 9 der Tabelle nach Trennung des Hirns und beider Vagi. CO_2-Einleitung vermochte hier diesen Typus nicht aufzuheben.

War die Durchschneidung eines Vagus — abgesehen von dem letzten Falle — ohne wesentlichen Einfluss auf die Athmung, so gestalteten sich die Veränderungen, welche mit der Durchschneidung des zweiten Vagus im Athmungsmechanismus Platz griffen, um so auffallender. Wenn die Reizerscheinungen, die mit der Durchschneidung der Vagi verknüpft waren und die in einem oder einigen 20—30″ währenden Athemstillständen auf der Höhe der Inspiration bestanden, sich verloren hatten, so war:

1. Die ausserordentliche Verlangsamung der Athmung dasjenige Moment, das am meisten in die Augen fiel.

In 11 von 13 Versuchen, von denen 10 in der folgenden Tabelle I zusammengestellt sind, folgten die Respirationen einander so selten, dass die Frequenz nur 2—4 Athemzüge pro Minute auf-

Tabelle I.

Versuchs-Nr.	Vor der Vagotomie: Intrathor. Druck. mm	Vor der Vagotomie: Frequenz.	Vor der Vagotomie: Athemvolum für die Minute. ccm	Vor der Vagotomie: Athemvolum f. den Athemzug. ccm	Nach der Vagotomie: Intrathor. Druck. mm	Nach der Vagotomie: Frequenz.	Nach der Vagotomie: Zeitl. Verhältniss von Exspir./Inspir.	Nach der Vagotomie: Athemvolum für die Minute. ccm	Abnahme des Athemvol. in der Zeiteinheit um %	Athemvolum für den Athemzug. ccm	Zunahme d. Vol. für jeden Athemzug um:
1	—30 bis —40	20	310—350	16	—60 bis —70	4	$\frac{1}{2}$	130—140	59	33	10[illegible]
2	—22 bis —24	32	530—540	16	—50 bis —60	$2\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	105—120	79,5	40	15[illegible]
3	—15	$23\frac{1}{2}$	234—240	10	—20 bis —25	3,6	—	91,37	61	22	12[illegible]
4	—40	28	570 später 520	19	—50 bis —55	9,6	$\frac{1}{3}$	260—290	50	31	6[illegible]
5	—35 bis —36	21	580	28	—38 +10	2,5—4	$\frac{1}{3\frac{1}{3}}$	101—106	82	35	[illegible]
6	—8 bis —10 +3 bis +5	25	252—259	10	—19 +9	7,2	$\frac{1}{2\frac{1}{2}}$	108	57,7	15	[illegible]
7	—40	48	378,9	8	—45 bis —50	zuerst 7,7 später 4	$\frac{3}{1}$	200	47,2	50	[illegible]
8	—55	34	752	22	—165 bis —170	4	—	200	73,4	50	12[illegible]
9	—	—	—	—	—70 bis —75	4	—	210—220	—	53	—
10	—50 +3	43	480—440	10	—60 bis —65 +5	4	—	133	71	33	2[illegible]

wies; in einem Falle (Tab. Fall 4) betrug sie 9, in einem zweiten (Fall 6 der Tab.) 7 pro Minute.

2. Nächst der Frequenz nahm der Athmungsrhythmus an der Veränderung Theil, was bei Betrachtung der folgenden Curven sich besonders klar darstellt, zumal bei einer Vergleichung mit den vor der Vagotomie aufgenommenen.

Das bis dahin typische Verhältniss zwischen Inspiration und Exspiration war vollkommen verwischt, aber die an seiner Stelle entworfenen Bilder, obzwar sie in jedem Falle von der Norm abwichen, stimmten untereinander nicht vollkommen überein. In der Hälfte der in der Tabelle verzeichneten Versuche, nämlich in fünf, überwog die Inspiration an Dauer die Exspiration um das zwei-

bis **dreifache** (Fig. 2[1]), einmal — im Falle 7 der Tabelle — war das Verhältniss ein umgekehrtes (Fig. 3) in drei von den

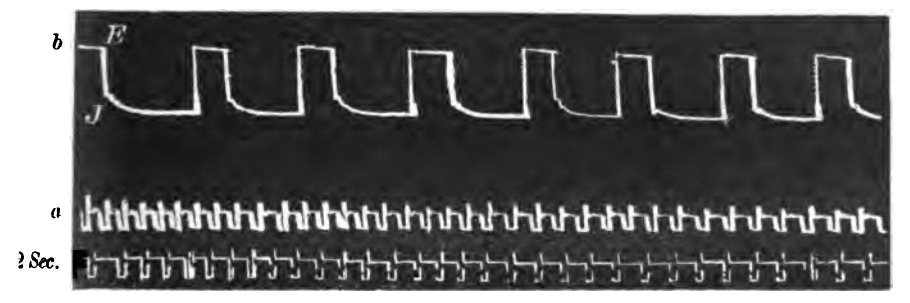


Fig. 2. Versuch 6. Athmung nach Durchtrennung der med. oblong. a) vor Vagotomie, b) nach derselben.

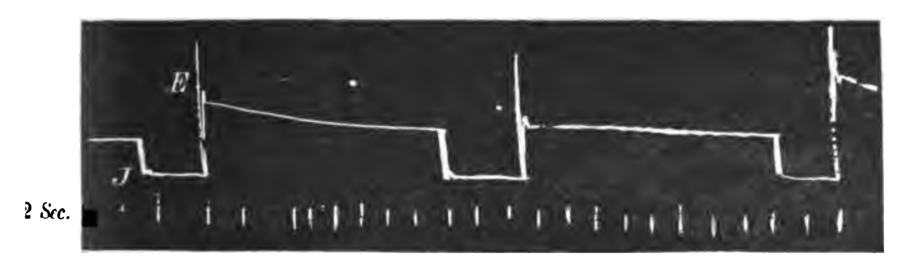


Fig. 3. Versuch 5. Athmung nach Durchtrennung von Hirn und Vagi.

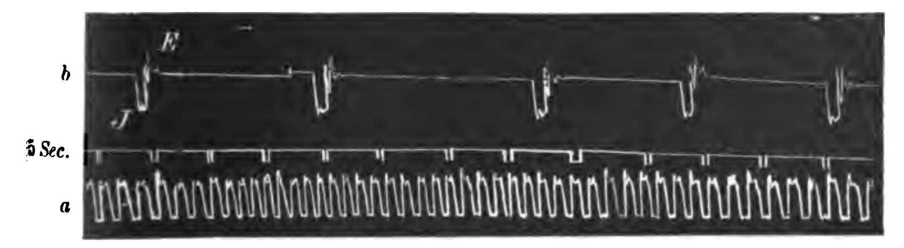


Fig. 4. Versuch 10. Athmung nach Durchtrennung von a) Med. oblong., b) beiden Vagis.

übrigen Fällen — 3, 8 und 10 — bestand die Inspiration nur in einer kurzen Contraction des Zwerchfells, der eine lange Erschlaffung folgte (Fig. 4). Wie dem aber auch war, in **allen** Fällen

1) Dasselbe Verhältniss fand ich auch in drei weiteren Versuchen, bei welchen in zweien zugleich die Med. spinal. durchtrennt war. In dem einen dieser letzteren war $\frac{J}{E} = \frac{2^1/_2}{1}$ in dem anderen $\frac{J}{E} = \frac{4}{1}$.

blieb die Athmung rhythmisch und die einzelnen Athemzüge lösten sich in einer durchaus regelmässigen Folge ab. — Eine besondere Stellung nimmt der Versuch 9 ein, in welchem ein Athemmodus sich findet, ganz gleich demjenigen, welchen ich zuvor, als ich der einseitigen Vagustrennung Erwähnung that, für den Versuch 8 beschrieben habe (siehe Fig. 1).

3. Was weiterhin die Athemvolumina der Zeiteinheit betrifft, so waren diese stets gegen vorher verringert, und zwar betrug die Abnahme in drei von den neun hier zu verwerthenden Fällen die Hälfte, in den übrigen sechs bis zu $^4/_5$ des früheren Volumens. Dass diese äusserst geringen Werthe übrigens für die, ich möchte sagen, vita minima, in der die Thiere sich befanden, ausreichten, dafür sprach, dass sich nie Zeichen von Dyspnoe einstellten, obwohl die Thiere oft 3—4 Stunden in diesem Zustande verharrten und noch sehr wohl fähig waren auf Sauerstoffmangel zu reagiren. Dies zeigte sich deutlich, wenn ich die Thiere nach Beendigung der Beobachtung durch Verschluss der Trachea erstiekte. Es trat dann ausgesprochene Dyspnoë auf, deren Zeichen in einigen Fällen fast genau mit den von Högyes[1]) für das normale Thier angegebenen übereinstimmten.

4. Endlich die intrathorakalen Druckwerthe waren beim Inspirationsacte in allen Fällen gesteigert, in vier Fällen fast um das Doppelte; bei der Exspiration blieben sie in den meisten Fällen wie vor der Vagotomie gleich 0, nur in den beiden Fällen, in denen + 3 bis + 5 mm Druck geherrscht hatten, fanden sich jetzt + 5 resp. + 9 mm, in einem dritten + 10 mm, wo vorher kein positiver Druck vorhanden gewesen war. Entsprechend dieser Steigerung des Drucks war eine Vertiefung des einzelnen Athemzuges, der zufolge jeder eine weit grössere Luftmenge als zuvor förderte: im Durchschnitt das $1^1/_2$—3fache. Zum Schluss will ich über die Betheiligung der einzelnen Muskeln bei der Athmung noch bemerken, dass bei der Inspiration nur das Zwerchfell mitwirkte, die Exspiration — entsprechend den mitgetheilten Druckwerthen — meist rein passiv, zuweilen aktiv unter Contraktion der Bauchmuskeln geschah.

Was bei Betrachtung der bisher mitgetheilten Resultate vor allem auffallen muss, das ist jedenfalls der mächtige Einfluss,

---

1) Arch. f. experim. Pathol. und Pharmacolog. Bd. V, S. 86 ff.

welchen die Ausschaltung zugleich der oberen Hirnbahnen und der Vagi aus ihrer Verbindung mit der Med. oblong. auf den Athmungsprocess ausübt: Ausfall der Hirnbahnen allein ist fast ohne Einfluss, Ausfall der Vagi allein verlangsamt die Athmung und vertieft sie, ohne sie jedoch wesentlich ändern zu können, Ausschaltung beider ändert sie — worauf auch Marckwald in seiner letzten Arbeit ganz besonders hinweist — in einem Maasse, wie sonst keine kombinirte Unterbrechung mehrerer zum Athemcentrum in Beziehung stehender Bahnen. Selbst vollkommene Isolirung des Athemcentrums von den noch übrigen centripetalen Bahnen vermag an dem so entstandenen Athmungstypus nichts zu ändern. Man wird danach nicht umhin können, anzunehmen, dass die Hirnbahnen, wenn ihr Ausfall allein auch fast keine Aenderung in der Athmung hervorruft, doch einen bedeutenden, bis jetzt nicht näher gekannten unwillkürlichen Einfluss auf sie haben.

Marckwald beschränkt an einigen Stellen seiner Arbeit den Begriff „obere Bahn“ und sagt dafür „Grosshirnbahnen“. Ich habe nun einige Versuche aufzuweisen, in denen ich eine in jedem Punkte gleiche Athmung erhielt, wie nach vollkommener Durchschneidung oberhalb des Athemcentrums und wo die folgende Sektion nachwies, dass zwar die Verbindung zwischen der Med. oblong. und dem Grosshirn ganz durchtrennt war, dagegen noch Theile der Kleinhirnschenkel im Zusammenhange verblieben waren. Umgekehrt war zuweilen seitlich alles durchtrennt, nahe der Medianlinie aber noch eine Verbindung und die Athmung verlief so, wie wenn nur die Vagi durchtrennt wären. Daher bin auch ich geneigt anzunehmen, dass von den Bahnen, welche vom Hirne her zur Med. oblong. ziehen, nur die vom Grosshirn resp. Hirnstock kommenden wesentlichen oder vielleicht alleinigen Einfluss auf die Athmung haben.

Fasse ich nun noch einmal kurz das charakteristische Bild der besprochenen Athmung zusammen, so besteht es:

1) in ausserordentlicher Verlangsamung der Athmung mit Aenderung des Athmungsrhythmus;

2) in einem mindestens um die Hälfte verringerten Effekte in Beziehung auf das Volum der in der Zeiteinheit geathmeten Luftmenge;

3) in einer Vertiefung der Athmung, welche zur Folge hat

4) eine Vergrösserung des einzelnen Athemzuges.

Bei diesen Veränderungen im Ablauf des Athmungsprocesses ist jedoch eine Erscheinung erhalten geblieben und das ist der regelmässige Wechsel von Inspiration und Exspiration. Die Rhythmicität der Athmung ist in meinen Versuchen trotz Ausfalles fast aller und jedenfalls der wichtigsten mit dem Centrum in Verbindung stehenden Bahnen nicht aufgehoben worden.

Diese nach Durchtrennung der Med. oblong. und der Nn. vagi vor sich gehende Athmung ist nun mit Bezug gerade auf diesen letzten Faktor, nämlich den Rhythmus neuestens von Marckwald in seiner oben citirten Arbeit genauer studirt worden; vergleiche ich aber dessen Angaben mit den Resultaten meiner Versuche, soweit sie sich auf diesen Punkt erstrecken, so stellen sich hinsichtlich des Thatsächlichen wie auch der Deutung nicht unbeträchtliche Differenzen heraus. Marckwald giebt nämlich an, dass unter solchen Umständen „Athemkrämpfe" entstehen, d. h. dass unter Verlust des Rhythmischen ein Wechsel von langen und kurzen Inspirationskrämpfen auftrete mit kurzen passiven oder aktiven Exspirationen. Anfangs sind dabei gar keine Athempausen vorhanden, allmählich stellen sich solche von kürzerer oder längerer Dauer ein. Sind die Inspirationskrämpfe von aussergewöhnlich langer Dauer z. B. von 1,75', so können unterdessen thorakale Athmungen eintreten. An einer früheren Stelle seiner Arbeit aber nimmt M. dieselbe Bezeichnung „Athemkrämpfe" in Anspruch für Contractionen des Zwerchfells, welche er durch elektrische Reizung der unterhalb der Med. oblong. abgetrennten Med. spin. erzielt und die „ihrer ganzen Natur nach Athemkrämpfe" sind, weil die kürzeste auf diesem Wege herbeigeführte Contraktion 8mal länger als eine normale Athembewegung ist, weil mit ihr zugleich klonische Zuckungen der Rumpfmuskulatur einhergingen und endlich, weil der Zwerchfellcontraction ein Inspirationskrampf der Thoraxmuskulatur voraufging. Dieselben Zwerchfellcontractionen verbunden mit Muskelzuckungen sah er auch bei neugeborenen oder abgekühlten älteren Thieren nach Trennung der Med. spinal. von der oblong. auf Hautreize eintreten.

Suchen wir an der Hand dieser Angaben den Begriff, den M. mit dem Worte Athemkrampf verbindet, genauer zu fixiren, so zeigt sich im vorhinein, dass M. selbst ihn durchaus nicht einheitlich aufgefasst hat, denn das, was uns nach Trennung der Med. spin. von der oblong. entgegentritt, ist doch wesentlich verschieden

von dem, was nach Durchschneidung oberhalb des Athemcentrums und Durchtrennung der Vagi sich uns bietet: hier ohne jeden nachweisbaren äusseren Reiz erfolgende, mit alleiniger Thätigkeit des Zwerchfells und nur gelegentlicher Betheiligung der Thoraxmuskulatur verlaufende u. zw. durch grössere Zeiträume selbst stundenlang verlaufende längere oder kürzere Inspirationen mit darauffolgenden, sei es aktiven, sei es passiven Exspirationen, dort auf kräftige elektrische oder Hautreize ausgelöste einmalige oder einigemal nacheinander sich einstellende Zwerchfellcontractionen, begleitet von klonischen Krämpfen der Rumpf- und Thoraxmuskulatur, ja von den ganzen Körper erfassenden Erzitterungen. — Neben diesen offenbaren Verschiedenheiten sind beiden Arten der sog. Athemkrämpfe nur die bei Markwald unregelmässigen, langdauernden, tetanischen Zwerchfellcontractionen gemeinsam, und nur sie dürften die Veranlassung zur Wahl der neuen Bezeichnung gewesen sein.

Ist man aber in diesem Sinne berechtigt von Athemkrämpfen zu sprechen? Ich glaube nicht.

Der hauptsächlichste Grund dagegen scheint mir der zu sein, dass die normalen Bewegungen des Zwerchfells und diejenigen, um welche es sich hier handelt, ihrem Wesen nach als vollkommen identisch zu betrachten sind. Die letzteren tragen das Gepräge des Tetanus deutlich an sich, dass aber auch die ersten als tetanische und nicht als einfache Zuckungen anzusprechen sind, das hat ja gerade M. in den ersten Abschnitten seiner Arbeit synthetisch und analytisch darzulegen gesucht. Beide würden also ihrem Wesen nach übereinstimmen und als einzige Unterscheidungsmerkmale zwischen Athemzug und Athemkrampf würden nur noch bleiben: Die längere Dauer und davon abhängig die Zahl der Athemzüge in der Zeiteinheit und die Ungleichmässigkeit der einzelnen Athemzüge, die „Arhythmie". Was erstere betrifft so scheint sie bei den operirten Thieren keine constante zu sein. M. sagt, es erfolgen in der Minute 1, 2 oder 3 Athemzüge, häufig habe er auch Inspirationen von 1,75′ Dauer gesehen; in den Beobachtungen, die ich darüber zu machen Gelegenheit hatte, betrug, wie erwähnt, in $^4/_5$ aller Fälle die Zahl der Athmungen 2—4 pro Minute, erreichte in je einem die Zahl 7 und 9. Athemzüge von 1,75′ Dauer sind mir nie begegnet. Mögen sie aber diese oder jene Dauer erreichen, keineswegs glaube ich, darf man aus diesem nur quantitativen Unter-

schiede das Kriterium zur Bezeichnung als Athemkrämpfe herleiten, schon darum nicht, weil die Grenzlinie, welche Athemzug und Athemkrampf scheiden würde, eine ganz willkürlich gesteckte wäre. — Es bliebe also schliesslich noch die Arhythmie übrig und in der That lässt sich nicht verkennen, dass, wenn sie ein constantes Merkmal wäre in dem Symptomenbilde, ihr ein nicht unbedeutender Werth für die Beurtheilung zukäme. Aber gerade in diesem Punkte stehen M.'s Angaben meinen Versuchsergebnissen ebenso wie denen der früheren Untersucher direct entgegen; in keinem einzigen meiner Fälle bot sich die Erscheinung unregelmässiger, arhythmischer Athmung dar, vielmehr blieb in allen, wie oben auseinandergesetzt wurde, die Rhythmicität vollkommen gewahrt. Soviel scheint also zum mindesten aus meinen Versuchen hervorzugehen, dass Unregelmässigkeit der Athmung für den uns hier interessirenden Typus kein Erforderniss ist. Uebrigens konnte ich mich aus den der M.'schen Arbeit beigegebenen Curven von „Arhythmie" nicht völlig überzeugen, vielmehr wollte es mir scheinen, als ob, wenn auch der normale Rhythmus verloren gegangen, ein Rhythmus jedenfalls noch vorhanden war. Nach alledem möchte ich glauben, dass man nicht gut thut für den besprochenen Athmungstypus den Namen „Athemkrämpfe" zu wählen.

Da nun aber durch weitere Abtrennung des Rückenmarkes, wie ich mich selbst durch 2 Versuche überzeugt habe, ferner durch Durchschneidung der Nn. Laryngei sup., der Glossopharyngei und anderer centripetalleitender Nerven bis zur völligen Isolirung des Athemcentrums in der Med. oblong. der Athemtypus sich nicht weiter ändert, sondern nur noch etwas dyspnoischer wird, so meine ich dass, entgegen der Eingangs angeführten These: „das automatisch thätige Athemcentrum kann nur Athemkrämpfe auslösen, keine regelmässigen rhythmischen Athmungen", vielmehr auch dem isolirten, nur automatisch thätigen, nicht reflektorisch erregten Centrum eigenthümlich ist: rhythmische Bewegungen zu veranlassen.

Dass Marckwald aus analogen Versuchen so ganz andere Consequenzen zieht als ich, dürfte darin seine Begründung finden, dass er vorzüglich die Abweichungen von der Norm, welche durch die Operationen bedingt sind, zu ergründen bestrebt gewesen ist. Daher ruhte seine Aufmerksamkeit naturgemäss zumeist auf den prägnantesten Fällen, und sie scheinen der Schilderung und Dis-

kussion zu Grunde gelegt zu sein. Aber die mit den Versuchen verknüpften Operationen sind so eingreifende, dass besonders starke Wirkungen wohl auf Choc und unbeabsichtigte Nebenverletzungen resp. Reizungen bezogen werden müssen. Diese sind uncontrollirbar, die vollkommene Ausführung des trennenden Schnittes dagegen kann leicht constatirt werden. Demgemäss glaubte ich nicht, die die meisten Abweichungen vom normalen Typus aufweisenden Fälle der Betrachtung zu Grunde legen zu dürfen, sondern hielt die geringsten nach der Verletzung auftretenden Störungen für die maassgebenden [1]).

Bevor ich weitergehe, möchte ich mit nur wenigen Worten ein Phänomen registriren, das mir 2 meiner Versuche darboten: die sog. intermittirende Athmung. Der erste Fall ist der unter Nr. 3 verzeichnete, wo nach Durchschneidung der Med. oblong. sich allmählich intermittirende Athmung einstellte, so dass immer nach 6—13 Athemzügen sich Pausen von 4—16″ geltend machten. Nach der Vagotomie stellte sich dann genau dieselbe Athmung ein, wie sie für alle übrigen Fälle beschrieben worden ist mit ebenso gleichmässigem Rhythmus [2]). Auch Marckwald erwähnt diese Athmungsform, giebt aber an, dass nach Vagotomie „unregelmässige Athemkrämpfe“ eingetreten seien und wirkliche Respiration nicht mehr in Gang gebracht werden konnte. Sollten, wie ich vielleicht nicht mit Unrecht annehme, diese unregelmässigen Athemkrämpfe dieselben sein, welche M. stets erhielt, dann dürfte der Zwiespalt der Angaben weniger auffällig sein. — An dem zweiten Falle, der, da

1) Nach Abschluss meiner Arbeit und vorläufigen Mittheilung der Resultate in den Verhandl. der hies. physiol. Gesellschaft erschienen in Du Bois' Archiv 1887, Heft III u. IV zwei Mittheilungen Langendorffs, die sich gleichfalls mit der Marckwald'schen Arbeit beschäftigten. Von denselben, soeben geschilderten Grundsätzen ausgehend, stellte L. neue Versuche an und zwar am Frosch, um die Frage der „Automatie des Athemcentrums“ zu entscheiden; er kommt zu dem Schluss, dass das Athemcentrum „in sich selbst bereits die Bedingungen einer regelmässigen Abwechslung von In- und Exspirationsbewegungen enthält.“ Analog dem Frosche, schliesst er, werde es auch beim Säugethier nicht wesentlich anders liegen. Dass das in der That der Fall ist, zeigen meine Versuche, die nach dieser Richtung ein positives Resultat ergaben.

2) Auch Traube gab an, dass das Auftreten des Cheyne-Stokesschen Phänomens an die Integrität der Vagi geknüpft sei. S. Berl. Klin. Wochenschr. 1874, Nr. 16 u. 18.

die Hirntrennung unvollkommen war, in die Tabelle nicht mit aufgenommen ist, ist das Eine bemerkenswerth, dass noch vor Durchschneidung der Vagi durch CO_2-Einleitung der Athmung ihr normaler Rhythmus wiedergegeben wurde, der sich über die Vagotomie hinaus noch erhielt bis kurz vor dem bald darauf erfolgenden Tod. Hier hat also die Steigerung der Reize für das Athemcentrum genügt, die Athmung wieder regelmässig zu machen.

Bisher hatte ich mich zu zeigen bemüht, dass das von allen sensiblen Verbindungen losgelöste Athemcentrum noch rhythmische Thätigkeit auszulösen im Stande sei; dass diese Thätigkeit vom Blutreize abhängig sei, welche Reaktion eine veränderte Blutbeschaffenheit seitens des Athemcentrums hervorrufe und wie stark diese Reaktion bei gleicher Reizstärke, verglichen mit der an intakten Thieren sei, das will ich jetzt nachzuweisen suchen. Rosenthal[1]) hatte in seinen Studien über Athembewegungen angegeben, dass die von allen sensiblen Nerven möglichst losgetrennte Med. oblong. gegen Veränderungen der Blutzusammensetzung wie die eines normalen Thieres sich verhalte. Aber Rosenthals Versuche sind nicht einwandfrei, da nach der hohen Athemfrequenz — 6 Athemzüge in 15 Sekunden — zu schliessen die Ausschaltung der Erregungen vom Hirn her keine vollkommene gewesen zu sein scheint, sei es, dass die Abtragung des Grosshirns nicht vollständig oder zu weit von der Med. oblong. entfernt geschah. Quantitative Untersuchungen hat Rosenthal überhaupt nicht angestellt. In dieser Beziehung ist durch die neuesten Versuche von Zuntz und Geppert[2]), welche eine quantitative Messung des Reizes und der dadurch bewirkten Verstärkung der Athmung ausgeführt haben, der Nachweis erbracht worden, dass auch nach Ausschaltung der meisten centripetalen Bahnen die Reaktion der Athmung auf den Blutreiz mit unverändeter Stärke erfolgt. Sie haben auf diese Weise überzeugend dargethan, dass die Stärke der Athmung, soweit sie bedingt ist durch die Bedürfnisse des Stoffwechsels, vom Centrum und nicht von den sensiblen Bahnen aus regulirt wird. Aber sie liessen die Frage offen, ob an dieser Regulation nur die als Athemcentrum κατ' ἐξοχήν bezeichnete engbegrenzte Parthie der Oblongata

1) Du Bois Reymond's Arch. 1865, S. 201.

2) Vorläufige Mittheilung. Pflügers Arch. Bd. 38, S. 337, 1886. Ausführlicheres in diesem Hefte des Archivs, pag. 188.

oder ausgedehntere Hirnabschnitte, etwa die Christiani-Bookerschen Centra betheiligt seien. Hier greifen nun meine Versuche ein, in denen stets die Med. oblong. von den oberen Hirnparthien abgetrennt war. — Zur Orientirung darüber, dass auf dem Wege des Blutes Reize zur Med. oblong. gelangen, konnte ich einige Versuche verwerthen, in denen ausser dem Schnitt durch das Hirn auch die Vagi durchtrennt waren, und in denen es mit Leichtigkeit gelang Apnoë zu erzeugen. Diese Apnoea vera im Sinne Miescher-Rüschs[1]) beweist, dass durch das Blut Anreize für die Athmung geliefert wurden, durch deren Wegfall die Apnoë allein erklärt werden kann.

Zur genaueren Untersuchung der vorliegenden Fragen bediente ich mich weiterhin der folgenden Verfahren.

Das erste entspricht im Wesen dem von Zuntz und Geppert in ihren Versuchen verwendeten und bestand darin, dass bei den enthirnten Thieren das Rückenmark in der Mitte der Brustwirbelsäule durchschnitten und die einzelnen Faktoren der Athmung nun ohne bezüglich bei zugleich erfolgender Tetanisirung der Hinterläufe beobachtet wurden. Später wurden noch die Vagi durchtrennt und wieder die Aenderung, welche durch schätzungsweise gleich langes und kräftiges Tetanisiren der Hinterläufe in der Athmung eintrat, ermittelt. Das Resultat war in zwei so ausgeführten Versuchen folgendes:

Im ersten stieg vor der Vagotomie beim Tetanus der hinteren Extremitäten das Athemvolum von 330—350 ccm auf 660—670 ccm, zugleich auch die Frequenz von 28 auf 36 für die Minute; nach der Vagotomie stieg ersteres von 130—140 ccm auf 170—200 ccm, während die Frequenz von 4 Athemzügen sich nicht änderte.

Im zweiten Versuche stiegen die Athemvolumina vor der Vagotomie von 800—820 ccm auf 1080—1100 ccm im Tetanus, nach derselben von 160 ccm auf 250—300 ccm; die Frequenz vor der Vagotomie von 54 auf 60, nach derselben von 4 auf 6—7 pro Minute.

In der Figur 5 sind die Veränderungen, wie sie sich für diesen Versuch in der Curve bildlich darstellen, wiedergegeben.

Die Wirkung, die hier durch Tetanisirung der aus jedem nervösen Zusammenhange mit der Med. oblong. gelösten Hinterläufe herbeigeführt wurde, ist eine prägnante und war zugleich eine so nach-

1) S. Du Bois Reymonds Arch. f. Physiol. 1885, p. 355.

haltige, dass erst ca. 25—30 Minuten nach dem Aussetzen der Reizung Frequenz und Athemvolumen so weit wieder herabgegangen waren, dass sie die früheren Werthe erreichten.

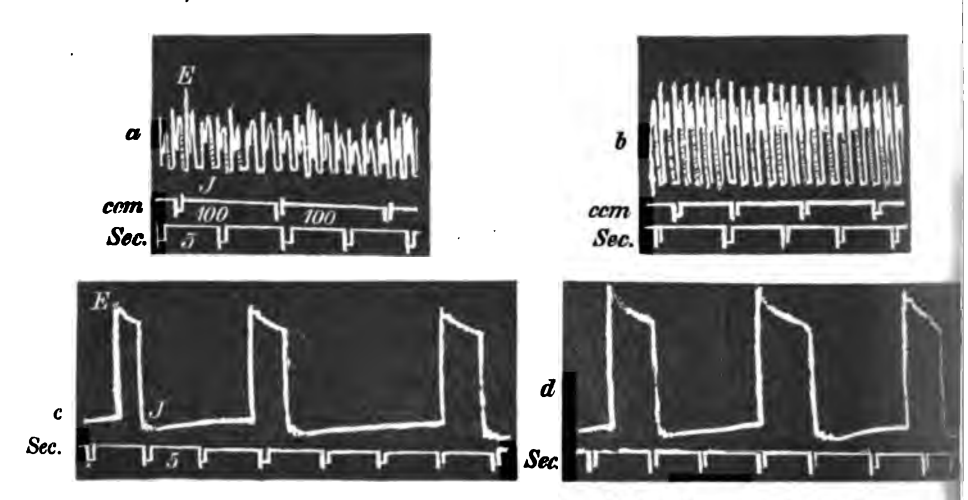


Fig. 5. Athmung nach Durchtrennung der Med. oblong. und des Brustmarkes, a) ohne Tetanisirung, b) bei Tetanus der Hinterextremitäten, c) nach folgender Vagotomie ohne Tetanus, d) bei Tetanus der Hinterläufe.

Im Gegensatz zu diesen Versuchen, in denen der Athmungsreiz vom Organismus selbst gebildet wurde, ward er in den jetzt zu besprechenden mit der Inspirationsluft dem Thiere von aussen zugeführt. Ich bediente mich zu diesem Zwecke der Kohlensäure, die in mässig starkem Strome über dem Inspirationsventil hinstreichend mit der Athmungsluft zum Thiere gelangte. Dieses freie Hinüberströmen der CO_2 über das Inspirationsventil schliesst jede mechanische Beeinflussung der Athmung aus und gestattet doch bei einiger Sorgfalt hinreichend genaue Dosirung der zuzuführenden CO_2. Um für die Beurtheilung ihrer Wirkung vergleichbare Werthe zu haben, wurden alle Versuche — dem Gange der im ersten Theil beschriebenen Methode folgend — so ausgeführt, dass nach Vollziehung der oben erwähnten vorbereitenden Operationen und Durchtrennung der Med. oblong. zuerst vor der Vagotomie alle auf die Athmung bezüglichen Werthe registrirt wurden, dann CO_2 über das Inspirationsventil geleitet und wiederum die Druckwerthe, die Athemvolumina und die Frequenz notirt, die Kurven gezeichnet wurden. Dasselbe geschah nach der nun folgenden Vagotomie.

Auf diese Weise wurde eine ziemlich sichere Basis zur Feststellung der Kohlensäurewirkung gewonnen.

Die Resultate dieser (qualitativen) Prüfung will ich, wie vorher, so auch hier tabellarisch zusammenstellen.

Tabelle II.

Vor der Vagotomie.

Nr.	Intrathor.-Druck vor CO_2 mm	Intrathor.-Druck nach CO_2 mm	Athemvol. pro Minute vor CO_2 ccm	Athemvol. pro Minute nach CO_2 ccm	Vol. eines Athemzuges vor CO_2 ccm	Vol. eines Athemzuges nach CO_2 ccm	Frequenz vor CO_2	Frequenz nach CO_2
4[1])	−40	−60 bis −65 +20	570 später 520	1068	19	39	28	27
5	−35	−55 bis −60	580	977	28	33,7	21	29
6	−8 bis −10 +3 bis +5	?	252—259	486	10	12,8	25	38
7	−40	−50 bis −55	378,9	461,5	8	5,5	48	85,4
8	−55	−75	752	978,8	22	28,8	34,6	34
9	—	—	—	—	—	—	—	—
0	−50 später −30 +3	−60 später −40 +3	440—480	505—540	10,6	15,7	43,3	33
			Nach der Vagotomie.					
4	−50 bis −55	vermehrt	260—290	473,7	31	46,4	9,6	10,2
5	−38 +10	−60 bis −65	101—106	120—180	35	50	2,4—4	2,6—4
6	−19 +9	−30 +8 bis +10	108	132—145	15	26,4	7,2	5,3
7	−45 bis −50	−75	200	255,3[2]) 333,3[3])	50	37[2]) 40[3])	7,75 spät. 4	6,9[2]) 8,3[3])
8	—	—	—	—	—	—	—	—
)	−70 bis −75	−80 bis −90	210—220	215	53	43	4	5
)	−25 +8 bis +12	−35 +5	133	180—195	33	45—49	4	4

1) Die Nummern entsprechen denen der ersten Tabelle.

2) Schwächerer Kohlensäurestrom.

3) Stärkerer Kohlensäurestrom.

Aus den sieben brauchbaren, hier zusammengestellten Versuchen ergiebt sich nun folgendes:

1) Die vom Blute aus auf das Athemcentrum wirkende CO_2 ist noch wirksam nach Abtrennung der Hirnbahnen sowohl, als auch nach folgender Vagotomie (s. Fig. 6).

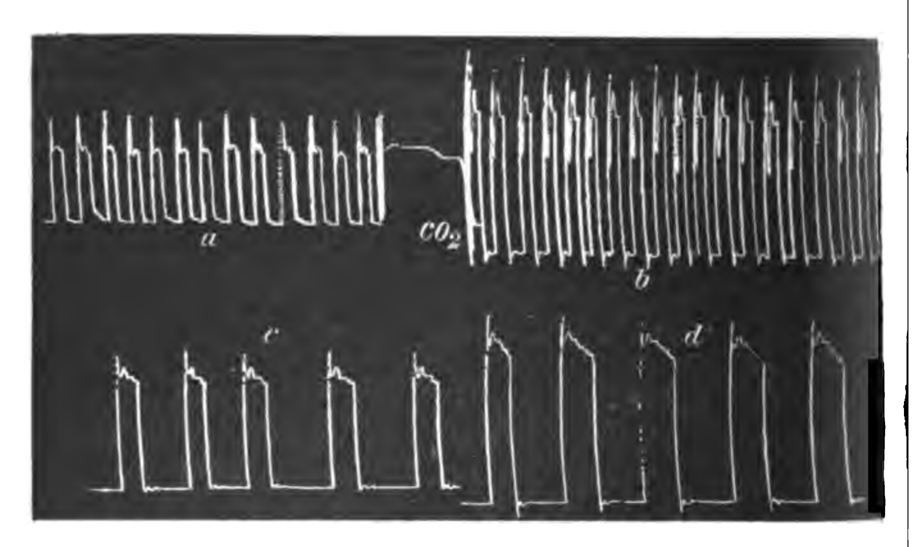


Fig. 6. Versuch 4. a) Athmung nach Durchschneidung der Med. oblong. oberhalb des Athmungscentrums vor CO_2-Einleitung, b) nach derselben, c) nach folgender Vagotomie vor CO_2-Einleitung, d) nach derselben.

2) Die Art ihrer Wirksamkeit ist eine solche, dass durch sie hervorgerufen wird:

a) regelmässig eine Steigerung des negativen Inspirationsdruckes und zwar nach der Stärke des CO_2-Stromes wechselnd. Der positive Exspirationsdruck zeigt kein ganz constantes Verhalten. Die Vagotomie, d. h. also die Ausschaltung einer event. von den Kohlensäure-umspülten Lungenendigungen des Vagus ausgehenden Wirkung ist ohne ersichtlichen Einfluss.

b) Eine Vergrösserung der Athemvolumina für die Zeiteinheit.

c) Die Frequenz wird gleichfalls beeinflusst aber (mit Ausnahme von Versuch 7) nur in engen Grenzen und nicht in allen Fällen in gleichsinniger Weise. Die Vagotomie scheint auch hier ohne Bedeutung zu sein.

d) Endlich das Volum des einzelnen Athemzuges ist in allen Fällen ausser einem (Vers. 7) erhöht.

e) Um noch des Athmungsrhythmus, d. h. des zeitlichen Verhältnisses von Inspiration, Exspiration und Athempause Erwähnung zu thun, so ist anzuführen, dass es in keinem Falle unter Einwirkung der Kohlensäure verändert wurde (Fig. 6).

Diese Resultate, an Thieren gewonnen, bei denen die nervösen Verbindungen des Centrums mit der Peripherie zum grössten Theile unterbrochen waren, befinden sich nun in vollkommener Uebereinstimmung mit dem, was an normalen Thieren bei Einführung mässiger Kohlensäure-Mengen von früheren Autoren gefunden worden ist. Vagotomie und Abtrennung des Hirns vom Athmungscentrum haben also keine Einwirkung auf das Verhalten des letzteren zum CO_2-Reize erkennen lassen.

Wenn die bisherigen Versuche auch zur Genüge Auskunft gegeben hatten über die qualitativen Verhältnisse der Erregbarkeit des Athemcentrums, so lassen sie über die quantitativen doch nur Schätzungen zu. Um aber auch für diese einen bestimmten, zahlenmässigen Ausdruck zu gewinnen, musste ein anderer Weg eingeschlagen werden. Ich verwendete wie in den oben beschriebenen Versuchen die Kohlensäure als Reiz für das Athemcentrum und mass den durch sie hervorgerufenen Effekt; um aber auch die Stärke des Reizes zu kennen, bestimmte ich den Kohlensäuregehalt der Ausathmungsluft ohne zuvorige Einleitung von CO_2 und während einer solchen zuerst am intakten Thiere, sodann nach Durchtrennung des Hirns und der Vagi.

Die Methode, deren ich mich bediente, war eine im Anschluss an die von Hempel[1]) angegebene für den vorliegenden Zweck von Herrn Prof. Zuntz modificirte. Der benutzte Apparat (Fig. 7) zeigte folgende Zusammensetzung: Von dem vom Thiere zur Gasuhr führenden Rohre zweigte eine capillare Nebenleitung ab, die zu einem T-Rohre führte. Dessen einer Schenkel stand unter Einschaltung eines Hahnes (a) in Verbindung mit einem genau calibrirten, senkrecht stehenden Glasrohre (A), das an seinem unteren durch einen Zweiweghahn abgeschlossenen Ende vermittels eines Schlauches mit einer Füllkugel communicirte, durch welche es, wenn es erforderlich, stets vollständig mit Flüssigkeit gefüllt

1) Neue Methoden zur Analyse der Gase. Braunschweig 1880.

resp. entleert werden konnte, wenn es mit der Athmungsluft beschickt werden sollte. Der andere Schenkel des erwähnten T-Rohres leitete unter Einschaltung eines zweiten Hahnes (b) zu dem eigentlichen Analysenapparate; er gabelte sich seinerseits wieder in zwei Arme, deren einer mit der Hempel'schen Absorptionspipette (P), deren anderer mit der Gasbürette (B) in Verbindung stand. Die Absorptionspipette sowohl wie auch die Bürette konnten durch zwei weitere Hähne c und d gegeneinander abgeschlossen oder mit einander in Beziehung gesetzt werden. — Der Gang der Analyse war nun folgender. Zu Beginn jeden Versuches war das ganze System mit schwach angesäuertem Wasser gefüllt. Sollte zur Analyse ein Quantum der Athemluft entnommen werden, so wurde es nach Abschluss des Hahnes b und Oeffnung von a durch Senken der Füllkugel langsam und stetig im Verlaufe mehrer Minuten in

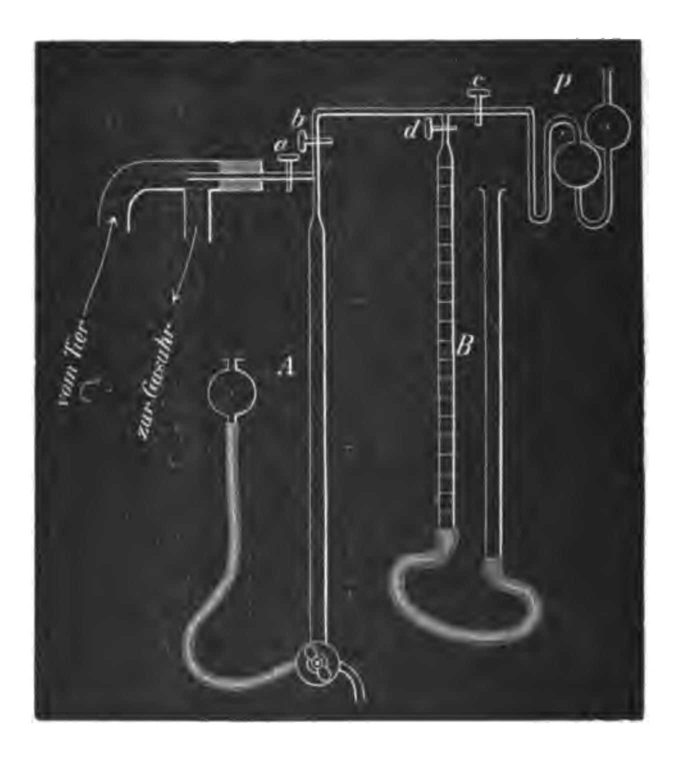


Fig. 7. A: Aufnahmerohr für das zur Analyse bestimmte Luftquantum. B: Gasbürette. P: Absorptionspipette.

das calibrirte Glasrohr angesogen. War dies bis zum unteren Zweiweghahn damit gefüllt, so betrug die Luftmenge 100,5 ccm. Diese wurde nun, nach Oeffnung von Hahn b und c, bei Verschluss von Hahn a und d, durch Wiederemporheben der Füllkugel und dadurch herbeigeführte Füllung des calibrirten Rohres mit Flüssigkeit in die Absorptionspipette getrieben, blieb dort einige Minuten, um dann nach Schluss von Hahn b und Oeffnung von d durch Senken des mit der Hempel'schen Gasbürette in Verbindung stehenden Füllrohres in diese angesogen zu werden, wo der Verlust an CO_2 aus der Differenz gegen 100,5 ccm direkt abgelesen werden konnte. Aus der Bürette vermochte das analysirte Luftquantum in die freie Luft zu entweichen.

In dieser Anordnung bietet der Apparat mehrere Vortheile. Der erste ist der, dass das ganze System mit Flüssigkeit gefüllt ist, also keine schädlichen Räume beherbergt, ein zweiter, dass in die Bürette nur die bereits decarbonisirte Luft aus der Absorptionspipette gelangt, hier also keine CO_2 absorbirt werden kann; ein dritter endlich besteht in der Möglichkeit ununterbrochen Analysen ausführen zu können, denn während der Zeit, dass ein Luftquantum sich in der Absorptionspipette befindet, kann bereits in der calibrirten Glasröhre eine neue Probe gesammelt werden.

Ich habe nun drei Versuche aufzuweisen, in denen neben der Bestimmung der übrigen Werthe auch nach dieser Methode verfahren wurde. Es sind die drei letzten Versuche.

In Versuch 8 wurden zuerst zwei Kohlensäurebestimmungen der Exspirationsluft am normalen Thiere gemacht, eine vor und eine während Zufuhr von CO_2 zur Einathmungsluft, sodann zwei am enthirnten Thiere, und nach Vagotomie noch eine fünfte, während bei der sechsten Bestimmung das Thier leider zu Grunde ging. Es sind daher nur die zwei ersten Parallelbestimmungen zu verwerthen. In Versuch 9 und 10 sind im ganzen vier Bestimmungen gemacht worden und zwar zwei am nicht operirten, zwei nach Durchtrennung der Med. oblong. und Vagotomie. Aus diesen Versuchen ergab sich folgendes:

Versuch 8.

1 a: vor der Operation und vor CO_2-Einleitung:
Athemvolum pro Minute = 1035 ccm mit 3,6% CO_2.
b: nach CO_2-Einleitung in mässiger Menge:
Athemvolum: 1132 ccm mit 4,6% CO_2.

Bringe ich beide Werthe mit einander in Beziehung, so heisst das Resultat: ein plus von ca. 100 ccm Athmungsluft entspricht einem plus von 1 % CO_2 in der Exspirationsluft. Annähernd sind 100 ccm = 10 % von 1035, mithin bringt ein plus von 1 % CO_2 eine Vermehrung des Athemvolums um 10 % mit sich.

2 a: nach Trennung der med. oblong. und vor CO_2-Einfuhr:
Athemvolum = 752 ccm mit 2,45 % CO_2.
b: nach CO_2-Einfuhr in derselben Stärke wie bei 1 b:
Athemvolum = 978,8 ccm mit 4,9 % CO_2,

d. h. nach Einleitung von CO_2 beträgt die Zunahme des Athemvolums 226,8 ccm = 30 % bei einem plus von 2,45 % CO_2 in der Exspirationsluft. Ein plus von einem pct. CO_2 in der Ausathmungsluft entspricht demnach einer Zunahme von 92,6 ccm = 12 % des Athemvolums.

Versuch 9.

1 a: vor Operation und vor CO_2-Einfuhr:
Volum = 880 ccm mit 3 % CO_2.
b: nach CO_2-Einfuhr:
Volum = 1000 ccm mit 5 % CO_2,
d. h. 2 % CO_2 = + 120 ccm = + 13 %
1 % CO_2 = + 60 ccm = + 6,5 % der Athemluft.
2 a: nach Operation und vor CO_2-Einfuhr:
Volum = 208 ccm mit 5 % CO_2.
b: nach Operation und nach CO_2-Einfuhr:
Volum = 215 ccm mit 5,9 % CO_2,
d. h. 0,9 % CO_2 = + 7 ccm = + 3,4 %
1 % CO_2 = + 3,77 % der Athemluft.

Versuch 10.

1 a: wie in Versuch 9: Vol. = 415 ccm mit 3,1 % CO_2,
b: dito Vol. = 520 ccm mit 4,7 % CO_2,
d. h. 1,6 % CO_2 = + 105 ccm = + 25,3 %
1 % CO_2 = + 62 ccm = + 15 % der Athmungsluft.
2 a: wie in Versuch 9: Volum = 133 ccm mit 7,3 % CO_2,
b: dito Volum = 190 ccm mit 10,4 % CO_2,
d. h. 3,1 % CO_2 = + 57 ccm = + 42,85 %
1 % CO_2 = + 18,4 ccm = + 13,8 % der Athmungsluft.

Vergleichen wir die Ergebnisse der drei Versuche, so stellt sich heraus, dass im ersten und dritten die Wirkung der CO_2 vor und nach der Operation ziemlich gleich geblieben ist: im ersten zeigt sie eine geringe Zunahme von 10 % auf 12 % des Athemvolums, im dritten eine geringe Abnahme von 15 % auf 13,8 %.

Nur im zweiten Versuche, in dem die CO_2-Einfuhr überhaupt eine sehr geringe war, eine Verminderung von 6,5 % auf 3,77 %. Hier aber starb auch das Thier bald nach der letzten Probenahme; die verminderte Erregbarkeit des Athemcentrums ist also wohl ein agonales Symptom.

Die Zahl dieser Versuche ist allerdings nur eine geringe, aber ihre Resultate gestatten, meine ich, den Schluss, dass auch in quantitativer Hinsicht das Athemcentrum ebenso erregbar geblieben ist, wie in den nicht operirten Thieren. — Es würde dieser Schluss allerdings in Widerspruch stehen mit einer Forderung, welche Christiani[1]) auf Grund theoretischer Erwägungen erhoben hat.

Nach ihm steht die Erregbarkeit eines „organischen Systemes" oder eines „Centrums der Funktion" in Beziehung ausser zur Erregbarkeit der einzelnen wirkenden Ganglienzellen auch zur Gesammtzahl derselben. Es wird die Gesammterregbarkeit des Athemcentrums also vermindert erscheinen müssen, „wenn ein grösserer Theil der inspiratorischen Ganglienzellen durch Abtragung grösserer nervöser Complexe mechanisch entfernt wird". Dies trifft nun für meine Versuche zu, denn in allen fiel der die Med. oblong. vom Hirn trennende Schnitt so, dass die von Christiani nachgewiesenen Hirncentra der Athmung oberhalb desselben zu liegen kamen. Wenn ich also diese Centra als solche anerkenne, so muss ich aus meinen Versuchen schliessen, dass sie nichts mit der Regelung der Athmungsthätigkeit durch die Blutbeschaffenheit zu thun haben.

Die Versuche von Zuntz und Geppert in Verbindung mit den meinigen beweisen die Abhängigkeit der Athmung vom Blute sowohl für das normale Thier, als auch für ein wie in den vorliegenden Versuchen operirtes und ich glaube nicht, dass ihnen gegenüber die gegentheiligen Ausführungen Marckwalds[2]) stichhaltig sind. Marckwald beruft sich erstens darauf, dass zuweilen nach Aufhören der Circulation nicht nur bei den kaltblütigen Thieren oder Winterschläfern die Respiration noch eine zeitlang regelmässig fortgehen könne. Jedenfalls gehören diese Fälle aber zu den Ausnahmen, und ist die Regelmässigkeit der Athmung

1) Du Bois-Reymonds Arch. 1886, S. 181.

2) l. c. S. 108 ff. und These 17.

gegenüber der Mehrzahl wohl nur durch besondere Umstände zu erklären. Ich möchte mir vorstellen, dass hier die Erregbarkeit des Athemcentrums abgenommen habe annähernd proportional dem Wachsen des Athemreizes, sodass dieser trotz seines Ansteigens nur hinreichte, um Respirationen von gewöhnlicher Art hervorzurufen. An zweiter Stelle gedenkt M. des Umstandes, dass man Thieren den grössten Theil des Blutsauerstoffes entziehen könne, ohne dass sie dyspnoetisch werden und erwähnt insbesondere einen Versuch v. Otts [1]), dessen Versuchshund $^{14}/_{15}$ des Blutes entzogen gewesen sein sollen. Dieser Versuch beweist aber nicht die Unabhängigkeit der Athmung vom „Blutreize", sondern höchstens von einem Faktor desselben, nämlich dem O-Mangel. Dieser ist aber nach den jetzigen Kenntnissen, so lange er nicht excessiv wird, ein weit schwächerer Athemreiz als die CO_2 und die von Zuntz und Geppert studirten Stoffwechselprodukte der Muskelthätigkeit, und deren Reizwirkung ist in dem erwähnten Versuche nicht nur nicht verstärkt, sondern sogar abgeschwächt worden. Endlich möchte ich erwähnen, dass der gesammte Stoffwechsel des Thieres jedenfalls bedeutend herabgesetzt und dementsprechend auch sein O-Bedürfniss vermindert war.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und für gütige Unterstützung bei Ausführung derselben spreche ich Herrn Prof. Zuntz meinen verbindlichsten Dank aus.

---

1) v. Ott: s. Du Bois-Reymonds Arch. f. Physiol. 1882, S. 123.

(Aus dem thierphysiologischen Laboratorium der landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin.)

Ueber den Tonus des Lungenvagus.

Von

Dr. A. Loewy in Berlin.

Der Nervus vagus ist bekanntlich der einzige Nerv, der einen ununterbrochenen, stetigen Einfluss auf die Athmung besitzt d. h. also einen Tonus hat. Woher aber dieser Tonus stamme, wodurch er bedingt werde, darüber sind bisher nur Vermuthungen gehegt worden. Rosenthal giebt in seiner Bearbeitung der Lehre von der Athmung im Hermann'schen Handbuche der Physiologie[1]) an, dass er herrühren könne entweder von einer mechanischen Ursache, nämlich der Zerrung, welche die Vagusenden bei den Athembewegungen der Lunge erleiden oder von einer chemischen, der Beschaffenheit des in den verschiedenen Phasen der Athmung in der Lunge cirkulirenden Blutes. — Dass das mechanische Moment eine nicht zu unterschätzende Bedeutung für die Respiration besitze, lehren bekanntlich die Hering-Breuer'schen Versuche[2]), in denen jede inspiratorische Aufblähung der Lungen zu einer Hemmung der Einathmung und in höherem Grade zu einer Exspiration führte und umgekehrt jeder Exspirationsbewegung eine Erweiterung des Thorax folgte. Aber Hering und Breuer geben selbst an, dass diese Erregungen, von denen sie zeigten, dass sie von der Lunge aus auf den Bahnen der Vagi zur Med. oblong. gelangten, nicht die einzigen seien, welche auf diesem Wege von der Peripherie zum Centrum übertragen würden und sie kamen zu dieser Ueberzeugung durch den folgenden Versuch. Wenn sie einem Thiere die beiden Pleurahöhlen eröffneten, die freiliegenden Lungen nun vielfach durchlöcherten und dann unter constantem Druck

---

1) Hermann: Handb. der Physiol. Bd. IV.

2) Sitzungsberichte der Wiener Akademie Bd. 58, 2, S. 909.

einen Luftstrom durch sie hindurchsendeten, so war es ihnen möglich, sie auf einem sich gleich bleibenden Ausdehnungszustande zu erhalten, während dem Chemismus der Athmung vollkommen genügt wurde. Wenn sie jetzt die blosgelegten Nn. Vagi durchschnitten, so sank die Athmung an Frequenz wie in der Norm ab, zum Zeichen dafür, dass auch unter diesen Verhältnissen, d. h. also nach Aufhebung des gewöhnlichen Athmungsmechanismus noch Reize von der Lunge aus durch die Vagi übertragen wurden.

Einer Anregung, die mir Herr Prof. Zuntz gab, folgend, ist es mir nun gelungen, auch diese stetigen, durch das ganze extrauterine Leben fortbestehenden Reize aufzuheben, und dadurch zugleich die Ursache derselben aufzuklären.

Dabei hat sich nun herausgestellt, dass auch sie, ebenso wie die von Hering und Breuer entdeckten Reize auf einer rein mechanischen Ursache beruhen, dass sie nämlich abhängen von dem Dehnungszustande, in dem die Lunge sich befindet, sobald sie aus dem atelektatischen Zustand in den lufthaltigen übergegangen ist. Während in dem im extrauterinen Leben anzutreffenden Gleichgewichtszustande der Lunge, dem der sog. Retraktion, des Collapses von der Peripherie ausgehende Erregungen bereits ausgebildet sind, werden von der völlig luftleeren Lunge keine Erregungen für die Athmung abgegeben[1]).

Die Versuche, welche mich zu diesem Resultate führten, sind in verschiedener Weise angestellt worden. Zuerst verfuhr ich derart, dass die Versuchsthiere — als solche dienten ausschliesslich Kaninchen — tracheotomirt wurden und ihnen dann von der Trachealwunde aus ein Pfropf in den einen der beiden Hauptbronchien geschoben wurde. Als solche Pfröpfe benutzte ich nach

1) Im 25. Bd. dieses Archivs S. 129 ff. giebt Wedenskii an, dass von den drei in periodischem Wechsel einander ablösenden Formen der Athmung beim Frosch, nämlich den einpumpenden, den entleerenden und den ventilirenden Bewegungen durch Vagotomie die entleerenden aufgehoben werden. Durch künstliche Entleerung und Wiederaufblähung der Lunge mit jedesmal folgender Unterbindung der Luftwege oder Resektion des Ober- und Unterkiefers gelangt er zu dem Resultat, dass wenn die Lunge leer und ruhig bleibt, der Respirationsmodus des Frosches dieselbe Aenderung erleidet, welche die Durchschneidung beider Vagi nach sich zieht.

dem Vorgange von Lichtheim[1]) kleine Laminariastiftchen, die, wenn sie auch nicht gleich anfangs luftdicht schlossen, doch allmählich so aufquollen, dass sie den Bronchus vollständig obturirten. Das beste Criterium hierfür gab die Lunge der verstopften Seite ab. Beobachtete man sie nämlich nach Anlegung eines Thoraxfensters, so sah man, wie sie sich mehr und mehr von der Thoraxwand zurückzog, ihren hellen Farbenton allmählich verlor, braunrothe Flecke bekam, welche miteinander confluirten, bis sie als braunrothe, bei der Palpation sich derb anfühlende Masse an der Wirbelsäule lag. Dieser Zeitpunkt war nach Verlauf mehrerer Stunden eingetreten.

Jetzt wurden beide Nn. Vagi präparirt und nach Registrirung der bestehenden Athmung der, welcher der athmenden Seite entsprach, durchschnitten. Sofort änderte sich die Respiration so, wie wenn bereits beide Vagi durchtrennt wären, sie vertiefte und verlangsamte sich beträchtlich und es musste dieses Faktum den Gedanken nahelegen, dass der noch intakte zweite Vagus keine Erregungen mehr zum Athemcentrum leitete. Zur Gewissheit wurde dies erhoben bei der Sektion dieses Vagus, denn die bestehende Athmung wurde hierdurch in nichts geändert, besonders blieb die Frequenz die gleiche, wie sie nach der Durchschneidung des ersten Vagus geworden. — Daraus glaube ich schliessen zu müssen, dass der sogenannte Vagustonus auf dieser Seite erloschen war, ferner dass dieses Erlöschen auf rein mechanischem Wege zu Stande gekommen war, nämlich durch die vollkommene Entleerung der Lunge von Luft, durch die Herbeiführung der Atelektase.

Wenn sich dies in Wahrheit so verhält, so kann der Beweis der Richtigkeit keiner Schwierigkeit unterliegen, denn man braucht dieser Anschauung gemäss ja nur die atelektatische Lunge wieder aufzublasen — natürlich so lange der ihr zugehörige Vagus noch intakt ist — um die Erregungen, welche durch die Luftentleerung aufgehoben sind, wieder herzustellen und der Athmung ihren früheren Typus, ihre frühere Frequenz wiederzugeben. Allerdings war es hierzu nöthig, ein etwas anderes Versuchsverfahren als das eben beschriebene, zu wählen, man durfte die Lunge nicht durch einen obturirenden Laminariastift absperren, musste vielmehr ver-

1) Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. X, S. 54 ff.

suchen, sie bei offenem Bronchialraum zur Atelektase zu bringen, was einfach dadurch zu erreichen war, dass sie durch Anlegung eines Pneumothorax von der Athmungsthätigkeit ausgeschlossen wurde. Die längere Zeitdauer, die aber hierzu erforderlich gewesen wäre, kürzte ich dadurch ab, dass ich vor Anlegung des Pneumothorax die Versuchsthiere längere Zeit reines Sauerstoffgas athmen liess, bis die Lungen nahezu damit erfüllt waren. Der reine Sauerstoff wird bekanntlich weit schneller als der Stickstoff der Luft vom Blute absorbirt und so gelang es mir jedesmal in $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde die collabirten und nur wenig reinen Sauerstoff enthaltenden Lungen zur völligen Atelektase zu bringen.

War dieser Punkt erreicht, so wurde durch eine Trachealkanüle die Wiederaufblasung vorgenommen und in allen Fällen stieg die Athmung wieder zu der Frequenz an, die sie vorher gezeigt hatte.

Zu näherer Erläuterung des Gesagten möchte ich einige meiner Versuchsergebnisse genauer anführen.

In dem ersten der von mir angestellten Versuche, in dem die Atelektase durch Verstopfung des rechten Hauptbronchus in $2^1/_4$ Stunden herbeigeführt wurde, betrug die Athemfrequenz des nicht bis zur vollen Narkose chloralisirten Thieres 36 pro Minute bei intakten Vagis, sank nach der Durchschneidung des linken auf 22—24 pro Minute und änderte sich in ihrer Frequenz nicht durch die folgende Durchschneidung des zweiten, der atelektatischen Lunge zugehörigen, rechten Vagus.

In dem zweiten, ebenso ausgeführten Versuche, in dem jedoch die Narkose vermieden wurde, betrug die Frequenz beim intakten Thiere 64—66 pro Minute, nach der ersten Vagotomie 34—36, nach der zweiten 32—34 Athemzüge. Ebenso sank sie in einem dritten Versuche nach Durchschneidung allein des der funktionirenden Lunge zugehörigen Vagus von 68 auf 40 Athemzüge und behielt diese Frequenz nach Durchschneidung des zweiten bei. In diesem Falle wurde die Athemthätigkeit graphisch dadurch dargestellt, dass ich eine mit einer Mareyschen Capsel in Verbindung stehende Canüle möglichst luftdicht in die Thoraxwand einsetzte und die bei der Respiration der intakten Lunge auftretenden Druckschwankungen im Thoraxraume auf einen Schreibhebel übertrug, der sie auf der rotirenden Trommel aufzeichnete.

Neben der Frequenz ergab die Curve zugleich auch Auskunft über einen zweiten für die Beurtheilung der Respiration wichtigen Faktor: über die Tiefe der einzelnen Athemzüge, und was schon die einfache Beobachtung lehrte, das zeigte die graphische Darstellung noch deutlicher, dass die Tiefe bei der Durchschneidung des ersten Vagus zunahm, bei der des zweiten unbeeinflusst blieb.

Ausser auf graphischem Wege suchte ich noch auf einem zweiten mich über Frequenz und Tiefe der Athemzüge und ihre Veränderungen in den verschiedenen Phasen des Versuches zu orientiren, nämlich dadurch, dass ich die Athemgrösse d. h. die in der Zeiteinheit geathmeten Luftquanta bestimmte; blieben diese bei gleichbleibender Frequenz dieselben vor und nach der Vagotomie, so war dies das sicherste Zeichen, dass der betreffende Vagus keinen Einfluss auf die Respiration ausgeübt hatte.

Die hierauf bezüglichen Versuche wurden in der Weise angestellt, dass nach Eintreten vollkommener Atelektase der einen Lunge, nach Ausführung der Tracheotomie und Präparation der Vagi die Thiere an die Gasuhr gebracht wurden und nun vor der Vagotomie, nach Durchschneidung des einen und endlich nach Durchschneidung des zweiten Vagus die Athemvolumina registrirt und zugleich die Athemfrequenz pro Minute bestimmt wurde.

Als Beispiele will ich zwei so angestellte Versuche anführen, die die folgenden Resultate ergaben:

1. Mittelgrosses graues Kaninchen. Atelektase der rechten Lunge seit 48 St. Tracheotomie, Präparation der Vagi. Keine Narkose. Athemvolumen pro Min.: 360 ccm, Frequenz 68—70. Nach Durchschneidung des linken Vagus: Athemvolum 340—360 ccm, Frequenz 48. Nach Sektion des rechten Vagus. Athemvolum: 340—350 ccm. Frequenz 50.

2. Mittelgrosses Kaninchen. Atelektase rechts seit 24 St. Keine Narkose. Athemvolum vor Vagotomie 400 ccm pro Min., Frequenz 64. Nach Vagotomie links: Athemvolum 360—380 ccm, Frequenz 46; nach Vagotomie rechts: Athemvolum: 350—380 ccm, Frequenz 48.

Aus allen bisher angeführten Versuchen scheint mir als Thatsache hervorzugehen, dass von der atelektatischen Lunge her keine Erregungen mehr durch den zugehörigen Vagus zum Athemcentrum geleitet wurden.

Ich komme jetzt zu den nach der zweiten der oben erwähnten Methoden ausgeführten Versuchen, welche die Ursache der

Aufhebung der von den Lungen ausgehenden Erregungen als auf mechanischen Verhältnissen beruhend erweisen. Hier wurde gewissermaassen Analysis und Synthesis geübt, d. h. die tonischen Erregungen wurden zuerst aufgehoben um dann durch Wiederaufblasen der Lunge wieder hergestellt zu werden.

Auch hier will ich zwei Beispiele anführen:

1. Atelektase rechts, Frequenz vor der Vagotomie 66 Athemzüge, nach der Vagotomie links 34, nach Wiederaufblasen 63 Athemzüge.

2) Atelektase rechts, Frequenz vor der Vagotomie 65, nach der Vagotomie links 42, nach Wiederaufblasen 60 Athemzüge.

Die Werthe, welche ich in beiden Fällen nach dem Aufblasen erhielt, stimmen, meine ich, in einer Weise mit den am intakten Thiere gefundenen überein, wie es vollkommener kaum geschehen kann. Aber diese Werthe erhalten sich nur kurze Zeit auf der Höhe, sie sinken natürlich mit wiederzunehmendem Collaps weiter und weiter ab, bis sie bei wieder eingetretener Atelektase die früheren niedrigen Werthe wieder erreicht haben. Sehr gut wird dies durch einige Versuche illustrirt, die ich weiterhin mittheilen werde.

In dem in diesem Hefte erscheinenden Aufsatze, das Athemcentrum in der Med. oblong. betreffend, habe ich gezeigt, dass Ausschaltung der Hirnbahnen allein die Athmung nicht beeinflusse, dass darauf folgende Trennung des einen Nn. Vagus die Athmung verlangsame und vertiefe, ohne sie in ihrem Wesen zu ändern, dass aber nach gleichzeitiger Ausschaltung der Hirnbahnen und beider Vagi ein eigenthümlicher Athmungstypus auftritt, der so charakteristisch ist, dass er gewissermaassen als Reagens für eine vollkommene Ausführung dieser Operationen betrachtet werden kann.

Ich habe nun das Verhalten der Respiration in dem letzteren Falle für die vorliegende Frage zu verwerthen gesucht, indem ich prüfte, ob bei Atelektase der einen Lunge die Durchschneidung der Grosshirnbahnen und Sektion allein des der functionirenden Lunge zugehörigen N. Vagus bei Erhaltung des zweiten genügte, um diese besondere Athmungsform hervorzurufen. War dies der Fall, so befestigte es die Annahme, dass der zweite Vagus seine Einwirkung auf die Athmung verloren habe. Ein besonders prägnantes Resultat bietet hierfür der folgende Versuch:

Grauweisses ca. ein Kilo schweres Kaninchen, nur während der vorbereitenden Operationen schwach mit Aether narkotisirt. Trennung des Hirns von der Med. oblongata in der gewöhnlichen Weise, darnach Respirationsfrequenz 35—40 pro Minute. Anlegung eines Pneumothorax rechts, nachdem das Thier eine zeitlang reinen Sauerstoff geathmet. Nachdem die rechte Lunge atelektatisch geworden, sinkt die Frequenz auf 24. Vagotomie links, die Frequenz sinkt sofort auf 4 pro Min. unter Annahme des Typus, wie ich ihn für die Majorität meiner Fälle beschrieben habe, d. h. die Inspiration überwog an Dauer weit die Exspiration, hier um das dreifache[1]). Neue Aufblähung der atelektatischen Lunge und sofort steigt die Frequenz auf 24 pro Min. an. Allmählich sinkt mit dem wiedererfolgenden Zusammensinken der Lunge die Frequenz wieder ab auf 16—10—8—5, um endlich wieder die Zahl 4 zu erreichen, welche auch nach der jetzt vorgenommenen Sektion des zweiten Vagus sich erhält. Eine jetzt erfolgende zweite Aufblähung ist natürlich gleichfalls ohne Effekt auf die Athmung.

Klarer als alle bisher angeführten beweist dieser Versuch die Abhängigkeit des Vagustonus vom Dehnungszustande der Lunge.

Gegenüber der Erklärungsweise des Vagustonus, die ich aus meinen Versuchen entnehmen zu müssen glaubte und die jedenfalls die nächstliegende ist, liesse sich ein wenn auch schon a priori unwahrscheinlicher Einwand erheben, nämlich der, dass vielleicht doch nicht das mechanische Moment das maassgebende sei, sondern dass in Folge der durch die Atelektase der Lunge in Fortfall kommenden Arterialisirung des Lungenarterienblutes möglicherweise die Funktionsfähigkeit der Lungenenden des Vagus aufgehoben, durch die Wiederaufblasung mit Luft dagegen wiederhergestellt worden sei. Es würde diese Anschauung allerdings zur Voraussetzung haben, dass entgegen der gewöhnlichen Annahme die Pulmonalarterie einen ernährenden Einfluss auf die Lunge habe.

Wenn ich diese Erklärung, wie gesagt, auch für unwahrscheinlich halte, so wollte ich sie doch auf ihre event. Richtigkeit prüfen. Dies geschah dadurch, dass ich die atelektatische Lunge nicht mit Luft, sondern mit einem indifferenten Gase aufblies und zwar mit Wasserstoffgas. Der H bietet neben dem Vorzuge nicht reizend zu wirken zugleich den, dass er infolge seines grossen Diffusions-

---

1) Der Versuch zog sich über mehrere Stunden hin, dabei nahm schliesslich die Inspiration an Dauer ab, die Expiration zu, bis beide gleich waren, ja letztere die erstere an Ausdehnung übertraf.

vermögens sehr schnell wieder aus der Lunge absorbirt wird, die Lunge also bald wieder atelektatisch wird und man leicht mehrere Male hintereinander die Aufblasung vornehmen kann. Ich verfuhr nun so, dass ich in die Trachea der Versuchsthiere eine T-förmige Canüle einband, den einen freien Schenkel mit dem Wasserstoff-Apparate verband und nun einen H-Strom frei hindurchstreichen liess, bis das Thier dyspnoisch wurde. Dann constatirte ich die Respirationsfrequenz, welche die Einwirkung des Gases bei fortbestehender Atelaktase der Lunge erzeugt hatte, schloss den zweiten Schenkel des T-Rohres und zwang so das Gas unter vollem Druck in den Thoraxraum einzutreten, was eine ausgiebige Entfaltung der atelektatischen Lunge zur Folge hatte. Ich erhielt hierbei folgende Resultate:

Versuch 1. Athemfrequenz des durch geringe Chloralinjektion beruhigten Thieres bei rechtsseitiger Atelektase der Lunge und intakten Vagis 38, nach Vagotomie links 22—24, nach Wiederaufblasen mit H Frequenz 30—32. Nach ca. 15 Min. ist die Lunge wieder atelektatisch, Frequenz wieder 22—24. Ein erneutes Aufblasen erzielt 28—30 Athemzüge, ein drittes, nachdem die Lunge wieder atelektatisch geworden war, 32 Athemzüge. Noch einmal liess ich die Lunge zur Atelaktase kommen, blies dann mit Luft auf und erzielte 30—32 Athemzüge.

Versuch 2. Respirationsfrequenz des nicht narkotisirten Thieres 84 bei rechtsseitiger Atelektase und intakten Vagis. Nach Vagotomie links 36—38. Infolge von Dyspnoe durch H-Einleitung steigt die Frequenz wieder auf 44—46, nach der nun folgenden Aufblasung jedoch auf 64. Allmählich sinkt sie wieder auf 60—56—50 bis auf 38, nach der jetzt folgenden Durchschneidung des zweiten Vagus beträgt sie 36—38.

Versuch 3. Frequenz des mit Chloral etwas beruhigten Thieres bei Atelektase rechts und nach Vagotomie links 36. Nach Aufblasung der linken Lunge durch H. 54. Sie sinkt allmählich auf 51—45—42 bis auf 30. Nach Vagotomie rechts Frequenz 30.

Die Resultate dieser drei letzten Versuche beweisen, wie mir scheint, mit vollkommener Sicherheit neben der Erhärtung der Thatsache, dass der Tonus des einer atelektatischen Lunge zugehörigen Vagus erloschen ist, dass der Grund dieses Erlöschens in rein mechanischen Verhältnissen zu suchen ist, eben in der völligen Luftentleerung.

Damit fällt die Theorie von der chemischen Grundlage des Vagustonus, von seiner Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Blutes in den Lungen. Aber auch die zweite oben als möglich hin-

gestellte Annahme Rosenthals, dass er abhängig sei von der Zerrung, die die Vagusenden bei den Respirationsbewegungen erleiden, erweist sich als nicht stichhaltig. Auch unabhängig von den Athembewegungen besteht ein Tonus der Vagi, welcher eintritt sobald mit dem ersten Athemzuge die Lunge aus völlig luftleerem Zustande in den lufthaltigen übergeht.

Zugleich aber müssen meine Versuche zu der Anschauung führen, dass der atelektatische Zustand gewissermaassen einen physiologischen Indifferenzzustand, einen Ruhezustand der Lunge darstelle, in dem die gewöhnlichen von ihr für die Athmung ausgehenden Reize nicht mehr ausgelöst werden, und ich würde demnach von physiologischer Seite her zu einer interessanten Uebereinstimmung mit der Annahme Lichtheims[1]) kommen, der von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehend, den atelektatischen Zustand der Lunge als den anatomischen Gleichgewichtszustand ansprechen zu müssen glaubte.

Beitrag zur Kenntniss der bei Muskelthätigkeit gebildeten Athemreize.

Von

Dr. A. Loewy in Berlin.

In einer vorläufigen Mittheilung, betitelt „Ueber die Natur der normalen Athemreize und den Ort ihrer Wirkung“[2]), haben Zuntz und Geppert angegeben und in der ausführlichen, in diesem Heft erscheinenden Arbeit den Nachweis dafür geliefert, dass die Muskelarbeit dem Blute bisher unbekannte Substanzen zuführe, welche die Athemcentra erregen. Die Natur dieser Substanzen zu

1) l. c. S. 89.

2) Dieses Archiv Bd. 38, S. 337.

erforschen ist aber sowohl von theoretischem Interesse, wie es von praktischer Bedeutung werden kann und es wurde deshalb diese Frage einer experimentellen Prüfung zu unterziehen gesucht.

Wenn die bis jetzt gewonnenen Resultate auch nur mehr den Werth haben, künftigen Untersuchungen eine gewisse Direktive zu geben dadurch, dass sie eine der vorliegenden Möglichkeiten diese dyspnoëerzeugenden Stoffe zu finden, ausschliessen, so sollen sie doch der Zusammengehörigkeit wegen schon jetzt in Kürze mitgetheilt werden.

Es handelt sich in den zu beschreibenden Versuchen zunächst um die Entscheidung der Frage, ob die wirksamen, bei der Muskelarbeit sich bildenden Stoffe durch den Harn aus dem Körper eliminirt werden und demgemäss aus dem Harn eventuell darzustellen seien oder nicht. Zur Beantwortung dieser Frage wurden zwei Versuchsmethoden gewählt. Bei der einen wurde zuerst der Ruhe-, dann der Thätigkeitsharn eines Thieres einem zweiten einverleibt und beobachtet, ob Verschiedenheiten in der Einwirkung auf die Athmung sich zeigten, während bei der zweiten Methode an ein und demselben Thiere zuerst bei offenen, dann bei unterbundenen Nierengefässen die Wirkung gleicher Muskelarbeit auf die Respiration festgestellt wurde.

Im speciellen wurden die nach der ersten Methode angestellten Versuche in der Weise ausgeführt, dass nach Durchschneidung des Rückenmarkes in der Mitte der Brustwirbelsäule die Blase durch einen Schnitt in der linea alba freigelegt und der Harn durch Auspressen entleert wurde. Diese Harnportion wurde nicht zum Versuche verwendet. Das Thier wurde nun ruhig gelagert und nach längerer Zeit von neuem der angesammelte Ruheharn ausgepresst. Sodann wurden die Hinterextremitäten eine Stunde hindurch in kurze von längeren Pausen unterbrochene Tetani versetzt und zum dritten Male die Blase entleert. Der zuletzt ausgepresste Tetanusharn wurde jetzt einem zweiten, vor der Gasuhr befindlichen Kaninchen, dessen Athemgrösse nach längerem Zuwarten constant geworden war, in die freipräparirte linke Vena facialis injicirt und der Effect der Injection an der Gasuhr beobachtet. — Wenn dann die Athemgrösse wieder zur Norm gesunken war, wurde der entleerte Ruheharn injicirt und der sich ergebende Ausschlag mit dem ersten verglichen. Dabei ergab sich u. a folgendes Resultat:

Versuch: Mittelgrosses, schwarzes Kaninchen: Tracheotomie, Präparation der linken Vena facialis, Athemfrequenz 52, Athemgrösse sinkt allmählich von 500 ccm pro Minute herab und bleibt constant zwischen 350 bis 400 ccm. Nach nun folgender Injektion von 3,6 ccm Tetanusharn, der einem zweiten, wie oben beschrieben, operirten Kaninchen entnommen war, steigt sie in 3' durch 464 und 480 ccm auf 500 ccm bei geringer Unruhe des Thieres um sofort wieder auf 380 ccm abzufallen und in den nächsten Minuten noch weiter bis auf 300 ccm zu sinken. Nach einiger Zeit steigt sie wieder und hält sich nun auf 480—500 ccm. — Die jetzt stattfindende Injektion von 3,25 ccm Ruheharn bedingt ihrerseits wiederum eine sofortige Steigerung bis 690 ccm, die in 3 Minuten wieder einer Athemgrösse von 420 ccm Platz macht.

Die nun folgenden Athemvolumina bewegen sich wieder zwischen 350 und 400 ccm.

Auf irgend eine Wirkung des Tetanusharnes dürfte aus diesem Versuche nicht zu schliessen sein.

Die nach der zweiten Methode angestellten Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt:

Nachdem auch hier das Rückenmark in der Mitte der Brustwirbelsäule durchtrennt war, wurde durch Lumbalschnitt beiderseits der Nierenhilus freigelegt und die Nierengefässe angeschlungen. Dann wurde Constanz der Athemgrösse abgewartet und die Hinterläufe wie im vorigen Versuche tetanisirt. War nach der nun folgenden Steigerung die Athemgrösse wieder zur Norm abgefallen, so wurden die Nierengefässe unterbunden, von neuem tetanisirt und die Zeit bestimmt, die diesmal verfloss, bis die Athemgrösse wieder ihr Minimum erreicht hatte.

Die Resultate, die hier erhalten wurden, sind folgende:

Versuch 1. Mittelgrosses, graues Kaninchen. Tracheotomie, Durchschneidung der Med. spin., Anschlingung der Nierengefässe, Athemfrequenz 52—56 pro Minute, Athemgrösse 470—500 ccm. Nun werden die ersten Tetani herbeigeführt und zwar 10 von je 5 Sec. Dauer innerhalb 5 Minuten.

Athemgrösse steigt bis 740 ccm um in 12 Min. zur Norm abzufallen. Nach weiteren 3 Min. d. h. also 15 Min. nach den ersten Tetanis neue 6 Tetani, je 5 Sec. dauernd, innerhalb 3 Min., Athemgrösse steigt bis 800 ccm und geht in 7 Min. zur Norm zurück. Darauf Unterbindung der Nierengefässe, wiederum 10 den ersten entsprechende Tetani, die übrigens bei gleichem Rollenabstande etwas schwächer ausfallen. Athemgrösse steigt auf 730 ccm, erreicht ihre frühere Zahl wieder in 8 Min. Nach 7 Min. d. h. also wie oben 15 Min. nach Beginn des vorigen Tetanus weitere 6 Tetani wie die an zweiter Stelle erwähnten; die Athemgrösse des nach Beendigung der Tetani unruhigen Thieres ist in 11 Min. wieder auf der Norm angelangt.

Versuch 2: wie der vorige ausgeführt, Athemfrequenz 60, Athemgrösse 520—560 ccm pro Min. 10 Tetani wie oben: Athemgrösse steigt auf 1000 ccm, geht in 9 Min. auf 640 zurück, steigt in Folge von Unruhe wieder an, bis sie nach weiteren 8 Min. auf 490 heruntergegangen ist. — Unterbindung der Nierengefässe, neue 10 Tetani, Ansteigen bis 940 ccm, Abfall ohne Störung in 8 Min. bis auf 490 ccm.

Die Resultate dieser beiden Versuche, die vollkommen mit einander übereinstimmen, zeigen, dass die Verhinderung einer möglicherweise stattfindenden Ausfuhr der bei Muskelarbeit sich bildenden dyspnoëerregenden Stoffe aus dem Blute ohne Einfluss auf die Dauer und die Stärke der Dyspnoë bleibt und sie berechtigen mithin in Verbindung mit dem ersten Versuche zu der Behauptung, dass diese Stoffe nicht durch den Harn ausgeschieden werden.

Man wird demnach anzunehmen haben, dass man es mit leicht oxydirbaren, während der Dyspnoë im Körper des Versuchsthieres selbst der Zerstörung anheimfallenden Stoffen zu thun hat.

Aus dem thierphysiologischen Laboratium der königl. landwirthschaftlichen Hochschule in Berlin.

Ueber den Einfluss von Alkali und Säure auf die Erregung des Athemcentrums.

Von

Dr. Curt Lehmann,
Professor an der landw. Hochschule.

Nicht mit Unrecht ist die Thätigkeit des Athemcentrums mit der Bewegung eines Pendels verglichen worden. Die in gesetzmässiger Aufeinanderfolge eintretenden Inspirations- und Exspirations-Bewegungen erscheinen als die entgegengesetzten Ausschläge des Pendels, welches von irgend einem Impuls getroffen, in dieser Weise die empfangene Kraft in Bewegung umsetzt. Es ist bekannt, dass im Organismus diese Athembewegungen von verschiedener Richtung aus den Anstoss erfahren können. Sensationen

von den peripheren Nervenendigungen aus, jedes Schmerzgefühl beeinflusst sie, meist die Ausgiebigkeit erhöhend, desgleichen vermögen rein psychische Functionen in verschiedenem Grade die Respiration zu alteriren. Neben diesen nervösen Einflüssen kommt jedoch wesentlich noch die Zusammensetzung und Beschaffenheit des Blutes, das die betreffenden Centralorgane umspült, in Betracht. Wenn hier von der Einwirkung toxischer Substanzen resp. solcher, welche nur unter besonderen anormalen Verhältnissen dem Blute beigemischt sind, abgesehen wird, so sind früher allgemein nur zwei Körper in Betracht gezogen worden, deren Menge im Blut regulatorisch für die Athembewegungen wären, nämlich der Sauerstoff und die Kohlensäure. In vorstehender Arbeit von Zuntz und Geppert wurde jedoch der Nachweis geführt, dass diese Gase normal entschieden nicht allein in Betracht kommen können, sondern dass bei einem Vorgang, der am häufigsten im Leben die Respiration beschleunigt, der Muskelarbeit, nicht wie früher angenommen wurde Sauerstoffmangel resp. Kohlensäurereichthum den Anlass zu stärkerer Athmung geben, sondern andere nicht gasartige Stoffe, die mit dem venösen Blute die Muskeln verlassen, den Weg durch die Lungen unverändert zurücklegen können und somit, durch das arterielle Blut zu dem Centralnervensystem geführt, das Athemcentrum reizen. Genannte Verfasser äusserten sich nicht über die Natur dieser räthselhaften Stoffe, deren chemische Bestimmung auch gar nicht im Versuchsplane lag. Wohl wurde die Möglichkeit erörtert, dass die vom Muskel producirte Substanz eine Säure wäre, durch Titration des Blutes tetanisirter Kaninchen auch die Abnahme der Alkalescenz nachgewiesen, allein mit Recht mochten die Versuchsansteller nicht ohne Weiteres die Behauptung aussprechen, dass es nur die Veränderungen der Blutalkalescenz bei der Arbeit wären, die das Athemcentrum erregten, um so weniger als sie fanden, dass im Gegensatz zum Kaninchen das arterielle Blut von Hunden bald nach starker Muskelarbeit keinen erheblich geringeren Kohlensäuregehalt zeigte, als das Ruheblut, und dies den Schluss nahe legt, dass, obgleich bei Hunden nach Muskelarbeit ebenfalls heftige Dyspnoë auftreten kann, doch nicht erheblich weniger alkalische Affinitäten im Blute vorhanden seien. Weiterhin ist die Möglichkeit vorhanden, dass der Muskel irgend einen Stoff bei der Arbeit producirt, der bereits in minimaler Menge heftig auf nervöse Substanzen, speciell das Athemcentrum einwirkt.

Dann ist die weitere Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass auch bei dem hier in Frage kommenden Processe der Erregung des Athemcentrums zwar primäre Ursache und Erfolg leicht als einfache Thatsachen durch die Beobachtung zu constatiren sind, aber wie so oft bei der Complicirtheit der Vorgänge im Organismus die nähere Erklärung der Erscheinung, die detaillirtere Darlegung des Causalnexus zwischen primärer Ursache und Enderfolg eine grosse Mannigfaltigkeit von Vorgängen zu berücksichtigen hat. Kurz, es dürfte vor der Hand die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass die normale Reizung des Athemcentrums bei der Muskelarbeit nicht allein erfolgt, etwa durch eine einzige chemische Substanz, die in das vom Muskel abstammende Blut tritt, sondern eine ganze Reihe von Veränderungen im Körper stattfinden, die alle mehr oder weniger auf den Endeffect: Erregung des Centrums wirken. Beispielsweise dürfte doch oft ein directer Reiz auf nervöser Bahn vom Willen zugleich mit dem motorischen Impuls auch auf die Athmung erfolgen. Gewiss wird in gewissem Grade auch die Erwärmung des Blutes durch die Muskelarbeit das Athemcentrum in Mitleidenschaft ziehen. Endlich bleibt noch die Frage offen: ist es ein oder sind es mehrere Stoffe, die im Arbeitsblut — wenn dieser kurze Ausdruck gestattet ist — das erregende Princip darstellen, resp. ist nicht auch ein Stoff darunter, dessen erregende Wirkung durch mehrere seiner Qualitäten hervorgerufen wird. (Z. B. specifisch chemische Affinitäten zur Substanz von Ganglienzellen, der Reaction etc.)

Um über diese Fragen und damit über die Gesammtheit des die Athmung regulirenden Apparates Aufschluss zu erhalten, dürfte weniger der analytische Weg — Untersuchung des die venösen Centralorgane umspülenden Blutes, deren Schwierigkeit auf der Hand liegt — als der synthetische geeignet erscheinen, indem man verschiedene hier als möglich in Betracht kommende Körper in den Kreislauf bringt und ihre Wirkung auf die Athemmechanik studirt. Es liegt nahe, hier trotz der oben citirten Befunde der Blutgasanalyse beim Hunde doch an Stoffe zu denken, welche die Reaction des Blutes ändern. Wir wissen, dass z. B. durch die Muskelarbeit die Reaction der Muskelfaser sauer wird; eine Reihe von Arbeiten beweisen, dass die hierbei auftretende Milchsäure durch das Blut ausgewaschen wird und somit das venöse Blut an Säure-Affinitäten bereichert. Da im Blut bekanntlich die Oxydation

organischer Substanzen nur eine minimale ist, z. B. injicirte Kohlehydrate etc. fast ausschliesslich in den Geweben verbrannt werden, so muss die eventuell aufgenommene Milchsäure fast unverändert den kleinen Kreislauf passiren, durch die Carotiden dem Athemcentrum zuströmen und kann hier eine Erregung desselben hervorrufen.

So weit eine solche Erregung lediglich auf der Abschwächung der Alkalescenz des Blutes beruht, müsste sie durch ein sonst indifferentes Alkali paralysirt resp. wieder aufgehoben werden können.

Diesem Gedanken entsprang der Plan zu folgenden gleich mitzutheilenden Versuchen. Es wurde geprüft, ob wirklich in bestimmter Weise die Athemthätigkeit der Thiere durch Injectionen saurer und alkalischer Stoffe in die Blutbahn gesteigert resp. herabgesetzt werden könnte. Es wurden ausschliesslich Kaninchen bei den Experimenten benützt. Die tracheotomirten Thiere athmeten durch Müller'sche Ventile und ihre durch eine Gasuhr gemessene Exspirationsluft diente als Maassstab für die Erregung der Athemcentren.

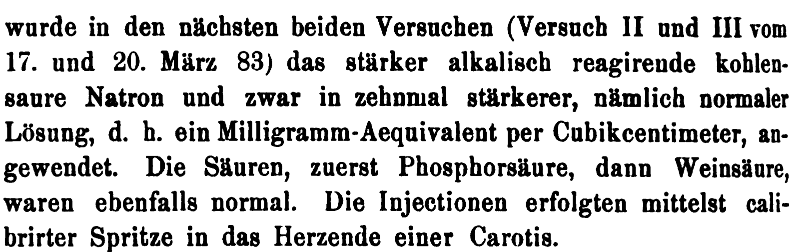
Die ersten Versuche ergaben keine beweisenden Resultate, da die Anordnung derselben zu wenig andere Wirkungen als die der veränderten Blutreaction auf die Athemcentren ausschloss. Immerhin mögen sie mit wenigen Worten berührt werden, da sie einige hier leicht in Betracht kommende Fehlerquellen offenbaren.

Versuch I. 8. 3. 83.

2630gr schweres Kaninchen. Alkalische Flüssigkeit: $^1/_{10}$ normale Lösung von phosphorsaurem Natron; saure Flüssigkeit: $^1/_{10}$ normale Phosphorsäure. Die Injection erfolgte aus einer Bürette in die Vena facial. poster. nach dem Herzen zu.

Es zeigte in diesem Versuche die Phosphorsäure in Mengen von 0,14 Milligramm-Aequivalenten allerdings eine stärkere Vermehrung der Athemgrösse (um 55 %), als das alkalisch reagirende phosphorsaure Natron in Mengen von 0,40 Milligramm-Aequivalenten (um 35 %), es wirkte aber auch letzteres erregend.

Es lag nun die Möglichkeit vor, dass bei dem vollständig wachen Thiere die mit den Injectionen verbundenen Sensationen psychomotorisch wirkten und die geringe Steigerung der Alkalescenz durch das phosphorsaure Natron übercompensirten. Daher



wurde in den nächsten beiden Versuchen (Versuch II und III vom 17. und 20. März 83) das stärker alkalisch reagirende kohlensaure Natron und zwar in zehnmal stärkerer, nämlich normaler Lösung, d. h. ein Milligramm-Aequivalent per Cubikcentimeter, angewendet. Die Säuren, zuerst Phosphorsäure, dann Weinsäure, waren ebenfalls normal. Die Injectionen erfolgten mittelst calibrirter Spritze in das Herzende einer Carotis.

In diesen beiden Versuchen zeigen kohlensaures Natron und die beiden Säuren characteristisch verschiedene Wirkung auf die Athemcentren. Während das Alkali in der etwas concentrirten Form, in welcher es jedenfalls noch die Medulla erreichte, zuerst die Athemthätigkeit fast vollständig inhibirte, hierauf aber das Thier gleichsam als Reaction auf die momentane Erstickung längere Zeit andauernd sehr starke Respirationen ausführte (es zeigten sich die höchsten Werthe für die Athemgrösse), wirkten die Säuren lediglich die Athmung erregend, zugleich aber den ganzen Organismus ermattend, das Thier erschöpfend. Es wäre hierbei nur die Frage, ob dieser Effect durch nichts weiter als die veränderte Reaction des die Ganglienzellen umspülenden Blutes hervorgebracht wurde. Dies ist nicht anzunehmen: es ist vielmehr hier bereits eine Summe von Einzelursachen, hervorgerufen durch die Injectionen, vorhanden.

Die Ader, in welche die Injection vorgenommen wurde, zeigte bald eine grosse Brüchigkeit, eine veränderte Beschaffenheit des Gewebes. Hieraus folgt, dass zugleich die Gefässnerven stark afficirt worden sein mussten und deren Erregung nicht einflusslos auf die Athemerregung bleiben konnte. Es ist anzunehmen, dass das Alkali stärker afficirte, vielleicht weil es von geringerer Diffusionsfähigkeit local länger auf die Nervenendigung in grösserer Concentration wirkte, als die Säure, die sich schneller weiter verbreitet. Aus den weiter unten zu berichtenden Versuchen geht die local stärker reizende Wirkung des Alkalis deutlich hervor.

Dann ist trotz der vorsichtigen Injection kaum glaublich, dass sich die Injectionflüssigkeiten vollständig mit dem Blute mischten, ihre alkalischen und sauren Affinitäten vollständig mit den entgegengesetzten des Blutes ausglichen, ehe sie die nervösen Centralapparate erreichten. Daraus folgt aber, dass die betreffenden Ganglienzellen nicht nur dem Einfluss von Blut veränderter Reac-

tion, sondern mehr oder weniger direct einem Alkali- resp. Säurereiz ausgesetzt wurden. Jede Alkalilösung und jede Säurelösung wirkt aber zerstörend auf die Gewebe, also reizend, und ebenso wie vorhin in Bezug auf die Gewebe der Ader, würden wir hier auf das Centralnervensystem eine andauerndere Wirkung des Alkalis als der Säure annehmen müssen; gerade so, wie eine mit einer Alkalilösung benetzte Wunde länger schmerzt, als wenn die Benetzung mit einer gleich starken Säure geschehen ist. Aus einer der hier nicht destillirten Beobachtungen (9 in Versuch III) geht auch die anhaltendere Wirkung der Alkalilösung hervor.

Verfehlt wäre es jedenfalls, wie auch die späteren Versuche beweisen, die beobachteten Veränderungen der Respiration in der Weise erklären zu wollen, dass man sagte: plötzliche Veränderungen der Reaction des Blutes reizen stets das Athemcentrum, eine Vermehrung der Alkalescenz reizt aber stärker als eine Vermehrung der Acidität um die gleichen Aequivalente und so ergäbe sich von selbst, dass bei der Injection von Alkali zuerst ein Athemstillstand beobachtet wurde, indem anfänglich eine Ueberreizung und damit Chockwirkung stattfand.

Der nächste Versuch (Versuch IV) mag vollständig berichtet werden.

Versuch IV. 20. 4. 83.

Grosses weibliches Kaninchen, 2140 gr. Durchschneidung des Rückenmarks zwischen 2. und 4. Lendenwirbel. Canüle in die linke Art. cruralis central eingebunden. (Operationen mit wenig Blutverlust.) Beendigung der Operation 1 h 30. Erwachen des Thieres aus der Narkose und Beginn der Respirationsbeobachtungen 4 h 30. Alkalische Flüssigkeit: Zweifach normale CO_3Na_2-Lösung; saure Flüssigkeit: Normal-Weinsäure. Ablesung alle 5 Sekunden an einer Gasuhr, die direct Cubikcentimeter anzeigte.

I. Athmung vor der Injection in Cubikcentimetern pro 5 Sekunden.
70, 60, 70, 50, 60, 60 — 50, 60, 60, 60, 50, 60 — 50, 60, 80, 60, 70, 70 — 80, 70, 60, 60, 60, 60 — 60, 50, 60, 50, 70, 60 — 60, 50, 60, 70, 50, 70 — 50, 70, 50, 70, 50, 50 — 60, 60, 60.

II. Injection von 1 ccm Alkali[1]) in etwa 8 Sekunden. Ehe aber die Ader wieder abgeklemmt war und die Athembeobachtung fortgesetzt werden konnte, vergehen in Summa 55 Sekunden. Hierauf:
180, 60, 45, 115, 50, 90 — 70, 70, 60, 80, 60, 60 — 90, 40, 80, 50, 60, 80 —

1) Bei der Alkali-Injection fand ein krampfhaftes Strecken der hinteren Extremitäten statt, das nur allmählich abtönte; bei der ersten Injection stärker als bei der zweiten.

80, 60, 80, 60, 60, 80 — 70, 60, 90, 90, 70, 70 — 70, 70, 100, 50, 70, 70 — 60, 80, 80, 50, 90, 60 — 70, 70.

III. Injection von 1 ccm Alkali. Abermals vergehen 55 Sekunden, ehe die Beobachtung festgesetzt werden kann.

20, 130, 20, 90, 50, 90 — 100, 80, 90, 110, 80, 80 — 80, 80, 100, 60, 90, 60 — 90, 80, 50, 70, 60, 70 — 60, 70, 40, 100, 70, 70 — 80, 60, 80, 60, 90, 80 — 70, 100, 90, 80, 90, 90 — 90, 80, 80, 80, 80, 80 — 60, 80, 80, 50.

Hierauf 20 Minuten Pause.

IV. Athmung ohne weitere Injection.

60, 60, 60, 60, 60, 60 — 60, 60, 60, 60, 60, 70 — 70, 50, 60, 60, 70, 60 — 60, 60, 60, 70, 60, 60 — 80, 60, 90, 70, 80.

V. Injection von 1 ccm Säure. Dauer 40 Sekunden. Hierauf Athmung.

110, 120, 100, 150, 100, 100 — 140, 100, 100, 100, 100, 100 - 100, 90, 110, 110, 110, 110 - 120, 100, 110, 100, 100, 100 — 90, 110.

VI. Ohne weitere Injection nach 135 Sekunden Pause.

100, 60, 80, 60, 60, 60 — 80, 60, 70, 70, 60, 70 — 70, 70, 70, 90, 80, 90 — 70, 80, 90.

VII. Injection von Säure. In Folge einer kleinen Verletzung der Ader gelangte aber nur wenig von dem Cubikcentimeter ins Blut. Dauer der Injection 40 Sekunden. Hierauf Athmung.

60, 90, 100, 140, 70, 90 — 60, 100, 70, 70, 90, 90 — 70, 90, 70, 70, 90, 80 — 70, 90, 70, 90, 80, 80 — 90, 90, 80, 90, 80, 90.

VIII. Nach 12 Minuten Pause und nochmaligem Einbinden der Canüle ohne Injection.

70, 90, 80, 70, 70, 70 — 90, 70, 90, 70, 80, 70 — 90, 80, 80, 80, 110, 80 — 90, 90, 100, 90, 80, 80 — 90, 90, 80, 90, 80, 90.

IX. Injection von Alkali. Die Ader ist aber so brüchig, dass der grösste Theil des Cubikcentimeters nicht ins Blut kommt. Dauer der Injection 45 Sekunden. Hierauf Athmung.

80, 100, 120, 100, 110, 100 — 90, 100, 80, 80, 90, 80 - 80, 70, 80, 90, 70, 80 - 80, 70, 80, 70, 80, 70 — 90, 70, 80, 70, 80, 90 - 100, 80, 80, 100, 100, 100 - 70, 100, 80, 100, 90, 90.

In Versuch 4 waren durch die Trennung des Rückenmarkes alle nervösen Erregungen des Athemcentrums von der Injectionsstelle her ausgeschlossen, ferner dadurch, dass die injicirten Flüssigkeiten erst den Capillarkreislauf des einen Schenkels passiren mussten, die innige Untermengung derselben mit dem schliesslich dem Hirn zufliessenden Blute wohl gesichert.

Als die reine Wirkung des durch die Injection veränderten

Versuch IV.

Lfd. Nr.	Dauer der Beobachtung Sek.	Athemgrösse in cc. 1.	2.	3.	4.	5.	im Mittel pro Min.	Injection in Milligramm-Aequivalenten.	Bemerkungen.
		Minute.							
1	230	710	780	710	(720)*	—	730	—	
2	220	940	820	880	(840)*	—	873	2.0 CO_3Na_2	Beobachtung 60" nach Beginn der Injection.
3	260	940	890	860	1010	(810)	916	2.0 CO_3Na_2	Beobachtung 55" p. inj. Hierauf 28 Min. Pause.
4	145	730	740	—	—	—	765	—	
5	130	1320	1260	—	—	—	1243	1.0 Säure	Beobachtung 40" nach Beginn der Injection. Hierauf 2¼ Min. Pause.
6	105	830	(943)	—	—	—	880	—	
7	150	1030	950	(1040)	—	—	1000	0.3 Säure (?)	40" p. inj. beobachtet. Hierauf 12 Min. Pause.
8	150	920	1050	(1040)	—	—	996	—	
9	210	1130	920	1040	(1060)	—	1034	? 0.3 CO_3Na_2	Injectionsdauer inclusive Oeffnen und Abklemmung der Ader 45", hierauf beobachtet

Blutes zeigt sich demnach, dass sowohl durch CO_3Na_2, wie durch Weinsäure die Respirationsgrösse gesteigert wird, aber ganz entschieden durch die Säure erheblich mehr. Vier Milligramm-Aequivalente kohlensaures Natron reizten das Athemcentrum weniger als ein Milligramm-Aequivalent Weinsäure. Hier war auch nichts von einer anfänglichen Chock-Wirkung des Alkalis zu bemerken, wohl aber zeigte sich (vergl. Beobachtung 3) im ganzen Innervationsgebiete des abgetrennten Rückenmarks eine starke, wohl reflectorisch hervorgebrachte Einwirkung auf die Muskeln, so lange nicht durch die wiederholten Injectionen die Erregbarkeit der Gewebe abgeschwächt war. Es ist hieraus zu erkennen, dass analoge Reizungen in den ersten Versuchen sicher an der Erregung der nervösen Centralorgane erheblich Antheil gehabt haben.

In welcher Weise ist nun die erregende Wirkung auch das kohlensauren Natrons zu erklären?

---

*) Die in dieser, wie in den folgenden Tabellen eingeklammerten Zahlen sind nicht direct beobachtete, sondern aus der Athemgrösse in der letzten nicht vollständig beobachteten Minute auf die ganze Minute berechnet worden.

Zuerst wird man daran zu denken haben, dass allein die Erhöhung des Salzgehaltes des Blutes auf die Ganglienzellen reagiren musste. Der Gehalt von diffundiblen Salzen muss sich stets, so weit chemische Bindungen nicht in Betracht kommen, zwischen den Gewebselementen und dem Blute ins Gleichgewicht setzen. Jede Störung dieses Gleichgewichtes wird Diffusionsströme induciren, die ihrerseits nicht ohne Reizung der Zellen verlaufen können. Ingleichen wird ein Thier durch solche Processe, die momentan im ganzen Körper einsetzen, in seinem Allgemeingefühl alterirt werden, so dass sich zu der auf die Athemcentren direct erfolgenden Reizung noch ein psychomotorisches Element addirt. Jede Bewegung in letzterer Beziehung beschleunigt aber ebenfalls die Athmung. Wenn daher durch Injection alkalischer Salze und damit bewirkter Erhöhung der Alkalescenz des Blutes die Erregung der Athemcentren herabgesetzt wird, wird diese Wirkung stets durch die eben erwähnten Momente paralysirt werden müssen.

Endlich ist zu erwähnen, dass das kohlensaure Natron gemischt mit dem Blute resp. den alkalisch reagirenden Geweben nicht ohne Weiteres und in jeder Richtung als eine alkalisch wirkende Materie anzusehen ist. Wie die Versuche von Pflüger, Zuntz, Gaule, Setschenow u. A. beweisen, verhält sich z. B. eine reine Lösung von diesem Salz ganz anders in Bezug auf die Bindung von CO_2 als wenn sie mit Blut (Serum, Cruor oder beides) gemischt ist[1]). Die sauren Affinitäten der Bluteiweisse bringen sich zur Geltung und lockern die Bindung von CO_2.

Gaule konnte direct nachweisen, dass die Spannung der Kohlensäure über Blut durch Zusatz von Natriumcarbonat bei Körpertemperatur vermehrt wurde. Es scheint bei dem letzten Versuche ausgeschlossen, dass bei Injection des Natronsalzes durch freie Kohlensäure die Athemcentra gereizt wurden, da das Blut mit dem Natronsalz erst den Lungenkreislauf passiren musste, ehe es zum Gehirn und Rückenmark strömte, immerhin dürfte aber die Zerlegung durch die sauren Affinitäten des Hämoglobins etc. nicht so schnell erfolgen, dass nicht doch wenigstens die Ausspülung der im nervösen Gewebe erzeugten CO_2 mangelhafter erfolgte. Jedenfalls, wie gleich mitzutheilende Versuche lehren, verhält sich das CO_3Na_2 anders, d. h. mehr erregend, als NaOH.

1) Vergl. hierüber N. Zuntz: Physiologie der Blutgase etc. in Hermanns Handbuch der Physiol. p. 64 u. s. w.

In den nachstehenden drei Versuchen wurden die Thiere während der Athmung in leichter Aether-Narcose erhalten, um psychische Erregungen nach Möglichkeit zu vermeiden. Unterhalten wurde die Narcose dadurch, dass die inspirirte Luft, ehe sie in das erste Müller'sche Ventil trat, durch eine den Spritzflaschen ähnlich armirte Flasche streichen musste, deren Boden mit einer Aetherschicht überdeckt war. Das mit dem Inspirationsventil verbundene Glasrohr wurde so weit in die Flasche eingesenkt, dass die in die Lungen des Thieres gelangende Luft gerade genügend mit Aetherdämpfen gemischt war. Die Narcose war nicht so tief, um Augenreflexe auszuschliessen, sondern liess das Thier nur für leichte Erschütterungen, schwaches Kneifen etc. reactionslos erscheinen.

Versuch V.

1050 gr schweres Kaninchen. Durchschneidung des Rückenmarks am letzten Rückenwirbel. Fünf Stunden nach dieser Operation wurde in die linke Art. cruralis eine Canüle central eingebunden. Injection aus Bürette von Normal-NaOH und Normalweinsäure. Während des Versuches wurde das Thier in gleichmässiger leichter Aethernarkose erhalten. Ablesung alle 5 Sekunden. Angabe in Cubikcentimetern.

I. Athmung vor der Injection.

35, 35, 30, 45, 35, 40 — 35, 40, 30, 40, 30, 40 — 40, 35, 30, 35, 40, 30 — 35, 35, 35, 35, 30, 35 — 35, 30, 30, 30, 40, 30 — 30, 30, 40, 40, 40, 30 — 35, 35, 30, 35, 25, 40 — 40, 30, 30, 30, 40, 30.

II. Injection von 1,3 ccm Alkali.

40, 50, 30, 40, 30, 40 — 35, 30, 40, 35, 40, 35 — 35.

III. Injection von 1,5 ccm Alkali.

40, 40, 50, 40, 40, 40 — 40, 30, 20, 25, 25, 40 — 40, 20, 30, 30, 30, 30 — 30, 30, 30, 30, 25, 25 — 30, 30, 30, 15, 40, 30 — 25.

IV. Injection von 1,6 ccm Alkali.

30, 35, 30, 30, 35, 30 — 30, 30, 20, 30, 25, 30 — 20, 25, 15, 30, 20, 25 — 30, 30, 25, 20, 30, 25 — 25, 25, 25, 20, 30, 20 — 25, 30, 30, 25, 25, 30 — 30.

V. Injection von 2,1 ccm Säure.

30, 40, 50, 30, 40, 50 — 50, 70, 55, 55, 90, 70 — 70, 60, 80, 70, 50, 80 — 70, 50, 60, 60, 60, 60 — 50, 50, 50, 55, 55.

VI. Injection von 2,3 ccm Alkali.

40, 40, 45, 45, 50, 35 — 55, 40, 50, 40, 40, 35 — 30, 40, 30, 40, 40, 40 — 25, 25, 25, 30, 30, 30 — 30.

VII. Injection von 1,8 ccm Alkali. (Stossweises Athmen.)

20, 30, 20, 40, 30, 50 — 50, 60, 30, 40, 40, 40 — 45, 45, 40, 40, 30, 40 — 50, 30, 30, 30, 35, 35 — 20.

VIII. Injection von 1,95 ccm Säure.

30, 30, 40, 40, 45, 50 — 45, 60, 60, 50, 60, 60 — 50, 60, 55, 55, 55, 55 — 50, 60.

IX. Injection von 2,05 ccm Säure. (Krampfhaftes, unterbrochenes Athmen, bald längere Athempausen und dann todt.)

50, 10, 40, 30, 30, 50 — 40, 40, 20, 20, 20. 20 — 30, 30, 25, 25, 10, 10. —

Versuch V.

Lfd. Nr.	Dauer der Beob-acht. Sek.	Athemgrösse in ccm 1.	2.	3.	4. Minute.	im Mittel pro Min.	Injection in Milligramm-Aequivalenten.	Bemerkungen.
1	240	435	415	405	400	413	—	
2	65	445	—	—	—	443	1.3 NaOH	
3	155	430	350	—	—	379	1.5 NaOH	
4	185	355	295	310	—	321	1.6 NaOH	
5	145	630	770	—	—	687	2.1 Weinsäure.	
6	125	515	385	—	—	446	2.3 NaOH	
7	125	450	450	—	—	441	1.8 NaOH	Etwas stossweisses Athmen.
8	100	570	(630)	—	—	606	1.9 Weinsäure.	
9	90	370	—	—	—	333	2.1 Weinsäure.	Krampfhaft unterbrochenes Athmen. — Einige Pausen. Thier stirbt nach $1^1/_2$ Minuten.

Versuch VI. 21. 6. 83.

Versuchsanordnung wie vorige. Kaninchen 1510 gr.

I. Athmung vor der Injection.

60, 50, 60, 50, 45, 45 — 50, 45, 45, 50, 45, 45 — 50, 50, 50, 35, 40, 45 — 40, 50, 45, 55, 50, 50 — 45, 45, 45, 35, 50, 50 — 55, 45, 50, 40.

II. Injection von 0,55 ccm Weinsäure.

65, 75, 60, 90, 100[1]), 85 — 65, 80, 80, 70, 70, 70 — 80, 70, 60, 70, 70, 60.

III. Injection von 0,99 ccm Weinsäure. (Gleich darauf starke Bewegung und stürmische Athmung.)

50, 90, 110, 80, 120, 90 — 120, 130, 80, 140, 120, 120 — 120, 120, 110, 110, 110, 100 -

1) Etwas Bewegung des Thieres.

85, 95, 90, 90, 90, 100 — 80, 90, 90, 90, 80, 70 — 95, 95, 80, 80, 80, 100 — 95, 95, 100, 90, 90, 85 — 95, 90, 80, 80, 70, 80 — 80, 60, 90, 60, 70, 70. —

Die beschleunigte Athmung hält noch einige Minuten an. Der Versuch hierauf Alkali zu injiciren misslang, da sich in Canüle und Ader sofort feste Gerinnsel bildeten.

Versuch VII. 25. 6. 83.

Operation und Behandlung des Kaninchens wie in den beiden vorigen Versuchen. 1360 gr schwer.

I. Athmung vor der Injection.

50, 50, 60, 55, 45, 50 — 45, 45, 55, 45, 50, 60 — 50, 50, 50, 50, 45, 55 — 50, 50, 60, 55, 55, 50 — 60, 60, 45, 50, 55, 60 — 60, 60, 65, 65, 55, 55 — 60, 60, 80, 80*, 70, 50 — 60, 60, 50, 60, 60, 60 — 60, 65, 65, 60, 60, 55 — 45, 60, 60, 55, 55, 55 — 55, 50, 50, 55, 65, 50 — 60, 70, 50, 60, 70, 60 — 70, 60, 70.

* Zappeln des Thieres.

II. Injection von 1,95 ccm Alkali.

65, 65, 70, 70, 60, 60 — 70, 60, 60, 60.

III. Injection von 2 ccm Alkali.

50, 60, 50, 60, 70, 90 — 50, 60, 60, 55, 55, 65 — 55, 60, 50, 40, 50, 60.

IV. Injection von 1,9 ccm Alkali.

60, 40, 60, 60. 50, 60 — 55, 55, 100, 100*, 70, 80 — 70, 80, 70, 70, 70, 65 — 55, 65, 55, 80, 70, 60 — 60, 60.

* Starke Unruhe des Thieres.

V. Injection von 2,15 ccm Alkali.

40, 90, 50, 140*, 90, 90 — 80, 70, 70, 60, 80, 70 — 80, 60, 80, 60, 60, 70 — 70, 60, 80, 70, 60, 65 — 70, 85, 50, 70, 60, 70 — 60, 60, 50, 60, 60, 50 — 55, 60, 55, 50, 50, 55 — 50, 55, 50, 60, 50, 50 — 50, 50, 50, 50, 50, 50.

Die Athmung verläuft in gleicher Weise noch $2^1/_2$ Minuten fort.

* Starke Unruhe des Thieres.

VI. Injection von 1,6 ccm Säure.

60, 90*, 80, 90, 100, 90 — 100, 100, 120, 120, 100, 110 — 120, 130, 110, 120, 110, 100, 110, 90, 105, 85, 100, 80 — 90, 80, 80, 80, 90, 80 — 70, 75, 75, 80.

* Geringe Unruhe des Thieres.

VII. Injection von 1,8 ccm Säure.

90, 80, 80, 90, 100, 120 — 140, 130, 150, 120, 140, 120 — 120, 120, 110, 110, 110, 60 — 150.

VIII. Injection von 1,9 ccm Alkali.

105, 85, 100, 90, 100, 90 — 70, 100, 90, 80, 85, 95 — 80, 80.

IX. Injection von 1,35 ccm Alkali.

80, 70, 80, 80, 60, 70 — 70, 60, 60, 65, 60, 65 — 60, 60, 60, 60, 60, 70 — 50, 70, 50, 60.

X. Injection von 2,1 ccm Säure.

70, 60, 80, 70, 100, 100 — 110, 130, 110, 160, 140, 140 — 150, 120, 130, 130, 130.

XI. Injection von 1,75 ccm Alkali.

120, 120, 130, 120, 100, 110 — 120, 120, 120, 130, 110, 140.

XII. Injection von 0,85 ccm Alkali.

130, 120, 110, 130, 130, 110 - 100, 110, 110, 110, 100, 100 - 105, 105, 90, 100, 100, 100 - 100, 105, 95, 110, 120, 110 - 105, 105, 110, 100, 100, 100 - 100, 100, 100, 100, 100, 80 - 100, 100, 95, 85, 90, 95 - 100, 100, 95, 95, 95, 110 - 110, 90, 110, 90, 100, 100 - 100, 95.

XIII. Injection von fast 2,5 ccm Alkali.

85, 90, 110, 80, 90, 80 — 80, 90, 90, 70, 80, 80 — 80, 75, 85, 70, 70, 80 — 70, 70, 90, 70, 80, 70 — 70, 70, 80, 70, 80, 70 — 60, 70, 60, 60, 70, 60 — 60, 60, 50, 60, 70, 55 — 45, 50, 50, 50, 50, 60.

Versuch VII.

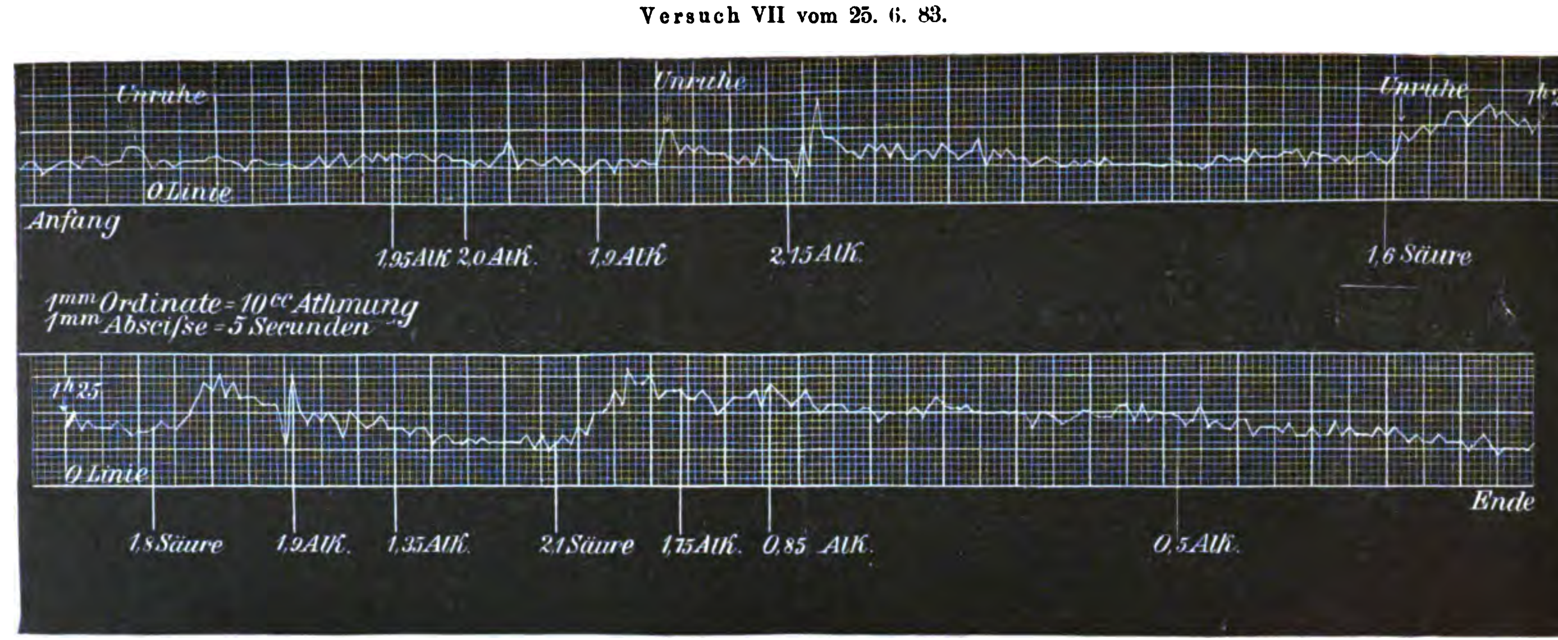
Lfd. Nr.	Dauer der Beob-acht. Sek.	Athemgrösse in ccm 1.	2.	3.	4.	im Mittel pro Min.	Injection in Milligramm-Aequivalenten.	Bemerkungen.
		Minute.						
1	375	610	620	680	750*	680	—	* Unruhe.
2	50	(768)	—	—	—	768	1.95 NaOH	
3	90	725	(630)	—	—	693	2.00 „	
4	130	990	810	—	—	794	1.9 „	
5	420	930*	815	745	640	739	2.15 „	* Starke Unruhe des Thieres.
6	170	1160	1260	—	—	1137	1.6 Weinsäure	
7	95	1360	(1337)	—	—	1346	1.8 „	
8	70	1090	(960)	—	—	1071	1.9 NaOH	
9	110	820	(720)	—	—	774	1.35 „	
10	85	1270	(1584)	-	—	1362	2.1 Weinsäure	
11	60	1440	—	—	—	1440	1.75 NaOH	
12	280	1350	1240	1200	1160	1231	0.85 „	
13	240	1025	910	820	660	879	2.5 NaOH	

In sehr anschaulicher Weise geht die Wirkung der Alkali- resp. Säure-Injection aus einer graphischen Darstellung der Athemgrössen hervor; es sei daher eine solche von dem letzten Versuche hier beigegeben.

Aus den Versuchsprotocollen geht unzweifelhaft hervor, dass die Alkali-Injectionen die Athemgrösse herabsetzten. Trotz der

Please insert & return me other where it is.

Versuch VII vom 25. 6. 83.



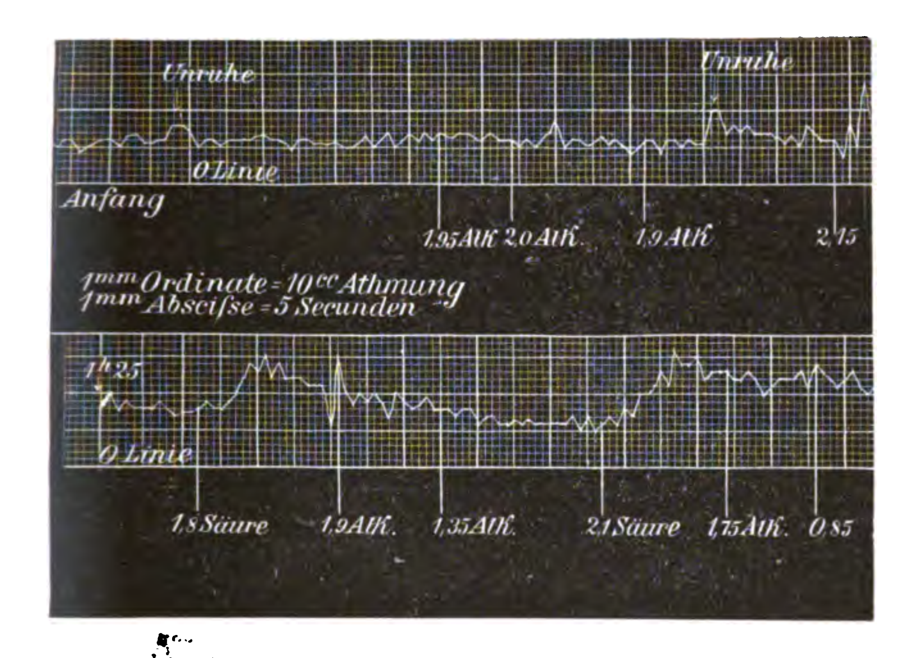
oben erwähnten Gründe, welche zeigten, dass bei jeder Injection wie bei jedem Manipuliren am Thiere mehr oder weniger mittelbar auch ein erregendes Moment für die Athmung vorhanden sein muss, gelang es doch zweimal die Ventilationsgrösse durch Alkali unter den Werth herabzudrücken, den sie am intacten Thiere hatte (vergl. Versuch II, Beobachtung 3 und 4). Die im ersten Moment nach einer Injection von Alkali erfolgenden beschleunigten und vertieften Athemzüge sind besonders im Hinblick auf die nur leichte Narcose der Thiere wohl erklärlich.

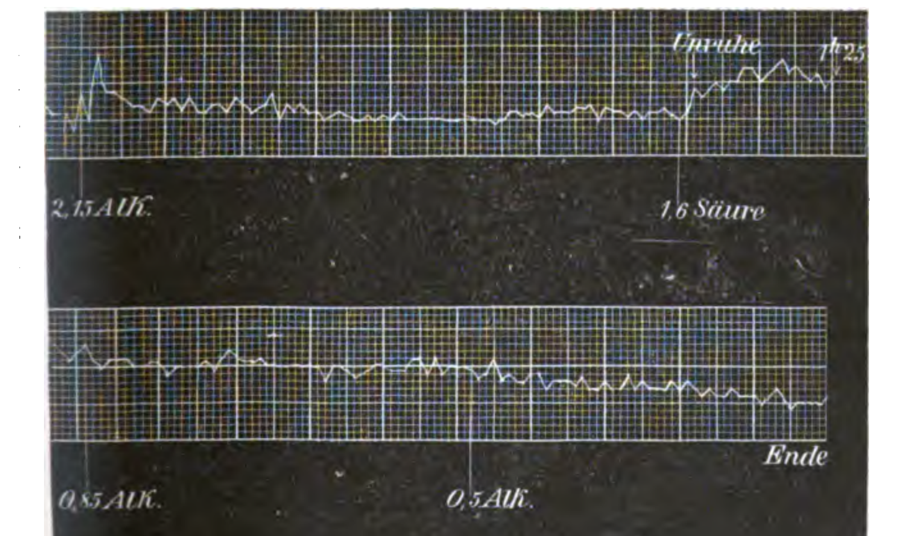
Im Gegensatz hierzu sahen wir die Athemcurven rapid und andauernd steigen, sowie Säure injicirt wurde. Dem Eindruck nach leistete der Athemapparat der Thiere das Maximum, zu dem er überhaupt befähigt war; die Respirationen waren beschleunigt und vertieft. Erfolgte hierauf wieder Alkali-Injection, so konnte, wie besonders Versuch VII beweist, die Athemgrösse wieder zur Norm zurückgebracht werden.

Allerdings fällt auf, dass letzteres nicht durch eine der injicirten Säuremenge äquivalente Alkalimenge möglich war; von letzterer konnten die Thiere nicht nur überhaupt mehr vertragen, sondern es verlangte auch die Aufhebung der Säurewirkung mehr Alkali, als zur Neutralisation der Säure nothwendig gewesen wäre. Andererseits sehen wir, dass nach sehr erheblichen Alkaliinjectionen (Versuch VII, Beobachtung 2—4) relativ viel geringere Säureinjectionen sofort erregend und zwar maximal erregend wirken. Es bleibt hiernach wohl nur die Annahme übrig, dass die Ganglienzellen eben leichter eine schnelle Verstärkung der Alkalescenz des Blutes vertragen als eine schnelle Verminderung. Man wird wohl um so mehr zu dieser Annahme gedrängt, als das injicirte Alkali seiner relativ geringern Diffusionsfähigkeit wegen gewiss durch den Capillarkreislauf des einen Hinterschenkels eher weniger zurückgehalten wurde als die Säure, abgerechnet davon, dass die alkalischen Gewebe einen Theil der letzteren sicher bald neutralisirten.

Ueber den Grad der Reactionsänderung des Blutes durch die in den vorstehend mitgetheilten Versuchen ausgeführten Injectionen ist kaum etwas Genaueres festzustellen. Bei den ersten drei Versuchen, in welchen die Injection in eine Carotis erfolgte und dann von dem Aortenbogen aus die Flüssigkeit direct dem Hirn zugeleitet wurde, ist absolut nichts auszusagen, abgesehen von der

Versuch VII vom 25. 6. 83.





oben erwähnten Gründe, welche zeigten, dass bei jeder Injection wie bei jedem Manipuliren am Thiere mehr oder weniger mittelbar auch ein erregendes Moment für die Athmung vorhanden sein muss, gelang es doch zweimal die Ventilationsgrösse durch Alkali unter den Werth herabzudrücken, den sie am intacten Thiere hatte (vergl. Versuch II, Beobachtung 3 und 4). Die im ersten Moment nach einer Injection von Alkali erfolgenden beschleunigten und vertieften Athemzüge sind besonders im Hinblick auf die nur leichte Narcose der Thiere wohl erklärlich.

Im Gegensatz hierzu sahen wir die Athemcurven rapid und andauernd steigen, sowie Säure injicirt wurde. Dem Eindruck nach leistete der Athemapparat der Thiere das Maximum, zu dem er überhaupt befähigt war; die Respirationen waren beschleunigt und vertieft. Erfolgte hierauf wieder Alkali-Injection, so konnte, wie besonders Versuch VII beweist, die Athemgrösse wieder zur Norm zurückgebracht werden.

Allerdings fällt auf, dass letzteres nicht durch eine der injicirten Säuremenge äquivalente Alkalimenge möglich war; von letzterer konnten die Thiere nicht nur überhaupt mehr vertragen, sondern es verlangte auch die Aufhebung der Säurewirkung mehr Alkali, als zur Neutralisation der Säure nothwendig gewesen wäre. Andererseits sehen wir, dass nach sehr erheblichen Alkaliinjectionen (Versuch VII, Beobachtung 2—4) relativ viel geringere Säureinjectionen sofort erregend und zwar maximal erregend wirken. Es bleibt hiernach wohl nur die Annahme übrig, dass die Ganglienzellen eben leichter eine schnelle Verstärkung der Alkalescenz des Blutes vertragen als eine schnelle Verminderung. Man wird wohl umsomehr zu dieser Annahme gedrängt, als das injicirte Alkali seiner relativ geringern Diffusionsfähigkeit wegen gewiss durch den Capillarkreislauf des einen Hinterschenkels eher weniger zurückgehalten wurde als die Säure, abgerechnet davon, dass die alkalischen Gewebe einen Theil der letzteren sicher bald neutralisirten.

Ueber den Grad der Reactionsänderung des Blutes durch die in den vorstehend mitgetheilten Versuchen ausgeführten Injectionen ist kaum etwas Genaueres festzustellen. Bei den ersten drei Versuchen, in welchen die Injection in eine Carotis erfolgte und dann von dem Aortenbogen aus die Flüssigkeit direct dem Hirn zugeleitet wurde, ist absolut nichts auszusagen, abgesehen von der

oben ausgesprochenen Vermuthung, dass Injectionsflüssigkeit und Blut sich nicht stets vollkommen gemischt haben mögen.

In den letzten 4 Versuchen könnte man daran denken, die infundirten Alkali- resp. Säure-Aequivalente mit der Alkalescenz der gesammten Blutmasse der Thiere zu vergleichen. Mit einer solchen Rechnung ist aber nur eine ungefähre Orientirung mit breiten Fehlergrenzen zu erreichen. Einmal ist nicht festzustellen, in wie weit die Gewebe (des einen Hinterschenkels der Gefässwandungen und der Lunge) von dem Alkali oder der Säure absorbirten, endlich zeigen zahlreiche Versuche, dass normal bei den Thieren der Grad der Alkalescenz des Blutes grossen Schwankungen unterworfen ist. Zuntz fand bei Hunden in 100 gr[1]) Blut durch Titriren die Alkalescenz schwankend zwischend 2,51—5,17 Milligramm-Aequivalenten Alkali, d. h. um über das Doppelte. Lassar[2]) fand, ebenfalls durch Titriren, die Alkalescenz von 100 gr Blut normaler deutscher Kaninchen, welche sogar längere Zeit vorher unter gleichen Bedingungen (gleichem Futter etc.) gehalten worden waren, zwischen 3,35 und 5,54 Milligramm-Aequivalenten schwankend.

In Anbetracht dieser Unsicherheiten kann also, wie gesagt, die folgende Berechnung aus den letzten drei Versuchen nur eine ganz ungefähre Schätzung der Reactionsschwankungen des Blutes der Versuchsthiere liefern.

Es wurde dabei angenommen, dass die Thiere $^1/_{13}$ ihres Lebendgewichtes an Blut besessen haben und letzteres in seiner Alkalescenz dem mittleren von Lassar (l. c.) gefundenen Werthe entsprach, nämlich in 100 gr = 4,72 Milligramm-Aequivalente Alkali.

Das Thier in Versuch 5 wog 1050 gr, dürfte daher 81 gr Blut enthalten haben, dessen Alkalescenz etwa 3,82 Milligramm-Aequivalenten entsprach. Die drei ersten Injectionen von Natron, welche im Laufe von $3^2/_3$ Minuten gemacht wurden (Beobachtungsdauer in Summa = 405 Sekunden = 6,7 Minuten), erniedrigten die Athemgrösse zuletzt fast um 30 %. Es waren 4,4 Milligramm-Aequivalente injicirt worden, somit eine grössere Alkalimenge, als der gesammten Blutalkalescenz entsprach. Die darauf folgende Säure-

1) Zuntz: „Die Gase des Blutes etc. — Hermann, Handbuch der Physiol. Bd. 3, p. 73.

2) Lassar, Pfüger's Archiv, Bd. IX, p. 49 u. s. w.

injection von 2,1 Milligramm-Aequivalenten müsste immer noch einen Alkaliüberschuss von 2,3 Alkali, d. h. von 66 % der normalen Blutalkalescenz im Thiere zurücklassen, trotzdem wurde sofort die Athmung gegen die anfänglich beobachtete normale Grösse um über 30 %, gegenüber der zuletzt beobachteten Grösse um über 100 % gesteigert.

Zur Abschwächung des Säurereizes auf die Athemcentren genügte hierauf nicht eine Neutralisation der Säure, sondern kaum ein Ueberschuss von 1,9 Milligramm-Aequivalenten Alkali, d. h. beinahe die doppelte Menge.

Die hierauf erfolgende starke Säureinjection, obgleich sie lange nicht genügte, die vorher infundirten Alkalimengen zu neutralisiren, tödtete nach einer kurzen, abermaligen starken Beschleunigung der Athmung das Thier.

In Versuch 6 wog das Thier 1510 gr, enthielt also etwa 116 gr Blut mit einer Alkalescenz von 5,48 Milligramm-Aequivalenten. Letztere durch Säure auf 4,93, d. h. um 10 % erniedrigt, ergaben beinahe Verdoppelung der Athemgrösse, weitere Erniedrigung auf 4,03, d. h. um 26,4 % steigerten die Athemgrösse um mehr als 100 % und erst nach 4 Minuten klang die Wirkung des Säurereizes erheblich ab.

Im letzten Versuch 7 sind ganz ähnliche Resultate zu bemerken. Das Thier, 1360 gr schwer, enthielt 105 gr Blut mit etwa 4,96 Milligramm-Aequivalenten Alkali.

Die Injectionen brachten in Milligramm-Aequivalenten in das Thier:

Zahl der Injectionen		Alkali- Milligr.-Aequivalente	Säure- Milligr.-Aequivalente	In Procent d. norm. Alkalescenz d. Blutes Alkali	In Procent d. norm. Alkalescenz d. Blutes Säure
4	=	8,0	—	161,3 %	—
2	=	—	3,4	—	68 %
2	=	3,25	—	65 %	40,5 %
1	=	—	2,1	110 %	—
3	=	5,5	—	—	—
	Sa.	16,75	5,5		

Durch diese Injection war die Alkalescenz des Blutes (wenn die kaum zulässige Annahme gemacht wird, dass die Gewebe des Thieres von der Reaction auszuschliessen wären), nach Abzug der durch die Säuren neutralisirten Mengen von 4,96 auf 16,21 Milli-

gramm-Aequivalente gebracht, also mehr als verdreifacht worden und obgleich aus der oben mitgetheilten Tabelle hervorgeht, dass stets die Alkaliinjectionen beruhigend wirken, die durch die Säure gesetzte Erregung herabstimmen, ist doch am Schlusse des Experimentes nur knapp die Athemgrösse wieder erreicht worden, welche das Thier anfänglich normal zeigte. Der Grad der Steigerung der Athemgrösse durch Säure war auch in diesem Versuche etwa 100 %.

Vergleicht man die in den geschilderten Versuchen durch Säureinjectionen hervorgebrachte Verminderung der Alkalescenz des Blutes, wobei also maximale Respiration erfolgte, mit den letzthin von Zuntz und Geppert mitgetheilten Werthen (dies Arch. Bd. XLII S. 233) über die Verminderung der Alkalecenz des Blutes durch starke Muskelactionen, so erhält man nicht sehr von einander abweichende Zahlen.

Genannte Autoren fanden in drei Titrirversuchen die Alkalescenz des Blutes nach Jagen resp. Tetanisiren des Thieres um 15 bis 56 %, im Mittel um 43 % gegenüber der Blutalkalescenz des ruhenden Thieres herabgesetzt; ich verminderte durch die Injection z. B. in Versuch 6 die Alkalescenz um 10 % resp. 27 %, in Versuch 7 um 68 % resp. 40 %; in Versuch 5 wurde durch stärkere Säureinjectionen das Thier schliesslich getödtet.

Beim Kaninchen wenigstens ist hiernach unbestreitbar trotz aller Vorbehalte in Bezug auf die Fehlergrenzen der vorstehenden Berechnung zu behaupten, dass die durch die Muskelthätigkeit erfolgende Acidulirung des Blutes einen sehr erheblichen Antheil an der Erregung des Athemcentrums haben muss.

Neben diesem Hauptresultat vorstehender Untersuchungen seien noch folgende Schlüsse hervorgehoben.

1. Die Ganglienzellen, die die Innervation des Athemapparates bewirken (wahrscheinlich auch die übrigen), werden durch eine Verstärkung der Blutalkalescenz in geringerem Grade beeinflusst, als durch eine äquivalente Verminderung derselben.

2. Die durch Verminderung der Blutalkalescenz hervorgebrachte Reizung der Athemcentren kann durch Alkaliinjectionen aufgehoben werden.

3. Es hat den Anschein, dass die Erregung des Athemcen-

trums mehr noch durch die Schwankung der Blutreaction in der Richtung verminderter Alkalescenz hervorgebracht wird, als durch den absoluten Gehalt des Blutes an alkalischen Affinitäten, so dass innerhalb gewisser Grenzen sich die Reizbarkeit der venösen Centralapparate wechselnder Alcalescenz des Blutes anzupassen vermag. Wie weit diese Grenzen zu ziehen sind, ist aus den obigen Versuchen um deswillen nicht zu erschliessen, als keine Daten gewonnen worden sind, die einen Anhalt über die Zerstörung der injicirten organischen Säure durch die Gewebe, resp. über eine Neutralisation derselben durch Gewebsbestandtheile geben. Die verhältnissmässig nicht sehr lange Zeit, in welcher sich nach einer Säureinjection die Athemgrösse wieder der normalen näherte, ohne dass später Alkali eingeführt worden war (vergl. Vers. 6), kann sehr plausibel durch die Annahme erklärt werden, dass der Organismus bald einen belangreichen Theil der Säure entfernt hat; keinesfalls ist man zu dem Schlusse genöthigt, dass sich die nervösen Apparate so rasch an eine erheblich veränderte Blutalkalescenz gewöhnt hätten.

Es liegt nahe, die längst bekannte Reizwirkung der Kohlensäure als einen speciellen Fall der von mir constatirten Wirkung von Säuren im Allgemeinen zu betrachten.

Für die freundliche Unterstützung bei den Versuchen sage ich Herrn Professor Dr. Zuntz und Herrn Dr. B. Tacke meinen besten Dank.

(Aus dem thierphysiologischen Laboratorium der landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin.

Untersuchungen über den Flüssigkeits-Austausch zwischen Blut und Geweben unter verschiedenen physiologischen und pathologischen Bedingungen.

Von

J. Cohnstein und **N. Zuntz.**

Capitel I.

Ueber die Zahl der Blutkörperchen in den verschiedenen Abschnitten des Gefässsystems.

L. von Lesser[1]) stellt auf Grund seiner zahlreichen Vergleichungen des Haemoglobin-Gehaltes in dem Blute verschiedener Gefässprovinzen desselben Thieres den Satz auf: „In den Zufluss- und Abflusswegen des Herzens, in der Aorta und deren Zweigen sowohl, wie in den Venen, welche sich in das rechte Herz entleeren (grosse Extremitäten-Venen, Stamm der Vena portarum), ist in gleichen Zeiten und unter gleichen Bedingungen der Haemoglobingehalt stets derselbe.“

Mit dieser so präcisen Angabe steht eine neuere Mittheilung von Jac. G. Otto[2]) in auffallendem Widerspruch. Dieser Autor findet im arteriellen Blute durchschnittlich $^1/_7$ bis $^1/_{10}$ weniger rothe Blutkörperchen, als im gleichzeitig aufgefangenen venösen und betrachtet diesen Unterschied als einen normalen. Er erklärt ihn aus der Transsudation von Lymphe im Capillar-Gebiet, welche das Blut concentrirter mache. Es ist leicht sich zu überzeugen, dass diese Erklärung unhaltbar ist. Carl Schmidt[3]) schätzt bei einem

1) Archiv f. (Anatomie und) Physiologie, 1878, p. 41 ff.

2) Pflüger's Archiv 36, S. 21—72.

3) Hermann, Handbuch der Physiol. V. 2, p. 304.

VI. Versuch vom 25. 11. 85. Kaninchen, Plica inguinalis.

1) Vena femoralis durch einen Seitenast . . . . 5 200 000.
2) Art. femoralis . . . . 5 240 000.

Im Durchschnitt von 11 arteriellen Blutproben finden wir 5307100, im Durchschnitt von 12 venösen 5191600 Blutkörperchen. Die kleine Differenz liegt zufällig umgekehrt, als wir es nach Otto's Angaben erwarten mussten. Sie liegt bei der kleinen Zahl von Versuchen innerhalb der unvermeidlichen Fehlergrenzen, die sich aus dem Umstande ergeben, dass wir die zu vergleichenden Blutproben in Zwischenräumen von 10 Minuten nach einander auffingen, weil uns nur ein Melangeur zu Gebote stand. Durch absichtliche Herbeiführung venöser Stauung gelang es uns leicht Differenzen, wie sie Otto gefunden hat, zu erzielen.

In dem III. Versuch wurde 9 Minuten nach Entnahme der 4. (arteriellen) Blutprobe die Vena femoralis unterbunden. 5 Minuten später wurde aus dem peripheren Ende der unterbundenen Vene die Blutprobe 5 entnommen. Wieder 9 Minuten später Probe 6, welche eine auffallende, aber quantitativ nicht festgestellte Zunahme der weissen Blutkörperchen ergab. Nachdem dann das Thier noch 3 kleine Aderlässe von je 5 ccm aus derselben Vene erlitten hatte, wurde ihm Blutprobe 7 ($2^1/_4$ Stunde nach der 6sten) entnommen; 10 Minuten später die arterielle Blutprobe 8.

Die Zählungen ergaben:

5) Periph. Ende der unterbundenen Vene . . . . . . 6 175 000.
6) „ „ „ „ „ . . . . 6 250 000.
7) „ „ „ „ „ . . . . 5 825 000.
8) Art. femoralis . . . . 5 400 000.

Versuch VI (s. vorstehend).

1) Intacte Vena femoralis durch einen Seitenast . . . . 5 200 000.
2) Art. femoralis . . . . , ... 5 240 000.
3) Periph. Ende der unterbundenen Vene, nachdem auch die Art. femoralis unterbunden . . . . 5 408 000.

Diese Zahlen werden genügen, die Richtigkeit unserer Erklärung der Otto'schen Resultate zu erhärten und zugleich zu zeigen, dass in der Norm die Blutkörperchenzahl in Arterien und Venen innerhalb der Fehlergrenzen identisch ist.

Zur Beurtheilung der Fehlergrenzen mag hier noch Versuch VII Platz finden.

Es wurde einem Kaninchen, nach Einlegung einer Canüle in eine Arter. femoralis, eine mässige Menge Blut abgezapft und dieses in verschlossenem Gefäss durch nicht zu heftiges Schütteln mit Quecksilber defibrinirt. Von

dem flüssigen Blute wurden mit dem Melangeur in üblicher Weise 4 Zählproben entnommen. Dieselben ergaben:

I	5 234 000
II	5 230 000
III	5 235 000
IV	5 240 000
Mittel	5 234 750.

Bald nachher entnahmen wir 2 Proben aus einer Ohrvene; dieselben ergaben:

V	5 125 000
VI	5 120 000.

Die aus unserer Untersuchung hervorgehende Erkenntniss, dass Behinderung des Venenstroms sehr leicht erhebliche Aenderungen in der Zusammensetzung des Blutes herbeiführt, dürfte wohl geeignet sein, gewisse ältere Versuche, welche das venöse Blut einzelner Organe erheblich abweichend vom arteriellen fanden, zu discreditiren. Hierher gehören die Befunde enormen Reichthums des Milzvenenblutes an weissen Blutkörperchen und entsprechende Abnahme der rothen. So viel wir sehen, ist in diesen Fällen nirgends die Garantie vorhanden, dass die Entnahme des Blutes ohne Störung des Kreislaufes in den betreffenden Gefässen erfolgte.

Capitel II.

Einfluss des Gefässtonus auf den Gehalt des Blutes an Blutkörperchen.

§ 1.

Die Dorpater Schule hat in den letzten Jahren in einer grossen Zahl von Untersuchungen festgestellt, dass nach gewissen, gewöhnlich mit Fieber einhergehenden Infectionen der Gehalt des Blutes an rothen, wie an weissen Blutkörperchen innerhalb kurzer Intervalle grosse Schwankungen erleidet. Aehnliche Schwankungen, aber innerhalb engerer Grenzen wurden von denselben Forschern, zum Theil im Anschluss an ältere Beobachtungen, auch unter normalen Verhältnissen unter dem Einfluss der Nahrungsaufnahme und von Medicamenten beobachtet.

In jenen Arbeiten wird vielfach die Frage erörtert, ob die Schwankungen aus Transsudation, resp. Endosmose von Flüssigkeit,

wodurch selbstverständlich der relative Gehalt an Blutkörperchen geändert werden muss, erklärt werden könnten. Man kommt aber zu dem Schluss, dass Neubildung, resp. Zugrundegehen der geformten Bestandtheile das Wesentliche sei und Aenderungen der Blutflüssigkeit eine nur nebensächliche Rolle spielen. Aus dieser Annahme wird dann weiter gefolgert, dass die Fähigkeit des Organismus Blutkörperchen zu bilden, ganz ausserordentlich gross sei, der Art, dass z. B. in gewissen Fiebern in einem Tage mehr Blutkörperchen zerstört und neugebildet werden, als auf einmal im Gesammtorganismus enthalten sind[1]).

Wäre ein so massenhaftes Zugrundegehen von Blutkörperchen als sicher constatirt zu betrachten, so wäre auch gegen die Consequenzen, welche Maissurianz daraus für die Theorie des Fiebers zieht, wenig einzuwenden. Dieser Autor leitet nämlich die Stoffwechselsteigerung im Fieber wesentlich vom Zerfalle der Blutkörperchen ab und stellt so das Blut gewissermaassen in das Centrum des ganzen fieberhaften Processes. Diese Fieberhypothese steht zunächst im Widerspruch mit der, von dem einen von uns nachgewiesenen Abhängigkeit der fieberhaften Stoffwechselsteigerung von Muskel-Innervationen[2]). Diese Abhängigkeit spricht sich darin aus, dass Curare-Vergiftung bei fieberhaft inficirten Thieren die Steigerung der Oxydationsprocesse, wie auch der Körpertemperatur verhindert. Denselben Effect haben, wie neuerdings Mendelson[3]) nachgewiesen hat, Morphium und andere Narcotica, wenigstens beim Hunde.

So sehen wir also auf der einen Seite, dass die Consequenzen der Hypothese von Maissurianz mit wohl constatirten Thatsachen in Widerspruch stehen. Auf der anderen Seite spricht das Verhalten von Thieren, welche grössere Blutverluste erlitten haben, ganz direct gegen die Möglichkeit einer so massenhaften Regeneration der Blutkörperchen. Gewiss ist nach grossen Blutverlusten ein maximaler Antrieb zur Regeneration der Blutkörperchen vor-

---

1) Vergl. Heyl Diss. Dorpat 1882, Maissurianz Diss. Dorpat 1882 u. Forsch. der Medicin 1885, 3. Mobitz, Diss. Dorpat 1883. Bökmann, Archiv f. klinische Medicin, Bd. 29. Goetschel, Diss. Dorpat, 1883. Toenissen, Diss. Erlangen, 1881. Andreesen, Diss. Dorpat, 1883.

2) Zuntz, Centrabl. f. die med. Wissensch. 1882, 12. August.

3) Mendelson, Virchow's Archiv 100, S. 274.

handen und doch dauert es nach Aderlässen, welche $^1/_3$ des Gesammtblutes entfernt haben, mehrere Wochen, ehe die verlorenen Blutkörperchen ersetzt sind[1]), d. h. die Regeneration erweist sich hier vielleicht 100 Mal schwächer, als Maissurianz sie bei fiebernden Thieren schätzt.

Gegenüber diesen Bedenken, welche dem hypothetischen raschen Umsatz der Blutkörperchen entgegenstehen, wird es um so nöthiger, die für denselben angeführten Beweise auf ihre Stichhaltigkeit zu prüfen. Bei solcher Prüfung hat sich uns ergeben, dass ausser der Wasseraufnahme und Abgabe des Blutes und der Zerstörung, resp. Neubildung der Blutkörperchen, welche bisher allein in Betracht gezogen wurden, noch andere Einflüsse existiren, welche das Verhältniss zwischen Blutkörperchen und Blutflüssigkeit rasch zu ändern im Stande sind.

In noch höherem Maasse, als für die rothen Blutkörperchen wird für die weissen von Alexander Schmidt und seinen Schülern eine Zerstörung und Neubildung im Verlaufe fieberhafter Processe angenommen. So findet Hofmann (Diss. Dorpat 1881) oft schon eine halbe Stunde nach Injection pyrogener Jauche ins Blut die Zahl der weissen Blutkörperchen auf $^1/_4$, zuweilen selbst auf $^1/_{10}$ gesunken. Der Abfall erreicht 3—6 Stunden nach der Injection den grössten Werth, am anderen Tage ist die Zahl der Leucocythen wieder zur Norm, oft auch weit über dieselbe angestiegen. Einen überzeugenden Beweis für die Behauptung, dass diese Schwankungen durch Zerstörung bezw. Neubildung der fraglichen Zellen bedingt seien, konnten wir bei sorgfältiger Durchmusterung der einschlägigen Literatur nicht finden.

Wir dachten deshalb an die seit Cohnheim's Arbeiten so viel besprochenen Randschichtenbildungen. Wenn in einem grossen Gefässgebiet derartige Randschichtenbildung erfolgt, muss die Zahl der circulirenden weissen Blutkörperchen entsprechend abnehmen. Auf diese Weise erklärt sich das rapide Abnehmen derselben bei septischen Processen viel einfacher, als durch das von jenen Autoren angenommene massenhafte Zugrundegehen. Nach Lösung der Randschichten muss die Zahl der weissen Blutkörperchen wieder entsprechend zunehmen.

Es ist nicht schwer, sich bei Anstellung des Cohnheim'schen

1) Buntzen, Lyon (Virchow's Arch. Bd. 84, 1881, p. 207).

Entzündungs-Versuches zu überzeugen, dass auch die rothen Blutkörperchen im Inhalt der kleineren Gefässe nicht vollkommen gleichmässig vertheilt sind. Man wird a priori für wahrscheinlich halten, dass diese Unregelmässigkeiten in hohem Maasse von der Weite der kleinsten Blutbahnen und vom Blutdruck abhängig sind. Wenn wir die enorme Zahl der Capillaren in Rechnung ziehen, wenn wir erwägen, dass der Gesammtquerschnitt des Capillargebietes den der Aorta etwa 800 Mal übertrifft, und dass demgemäss die Füllung sämmtlicher Capillaren einen erheblichen Bruchtheil des Gesammtblutvolumens ausmacht, dann werden wir wohl erwarten dürfen, dass derartige mikroskopisch sichtbare Aenderungen der Blutkörperchen-Anhäufung im Capillargebiete auch entsprechend grosse Aenderungen in der Zusammensetzung des Blutes der grossen Gefässe herbeiführen müssen. Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, prüften wir den Einfluss solcher Eingriffe, welche den Blutdruck stark alteriren, resp. die Weite der kleinsten Arterien erheblich ändern. Wir berücksichtigten sowohl die Zahl der rothen Blutkörperchen, als auch die der weissen.

§ 2.

Wohl die stärkste rasche Circulations-Aenderung können wir erzeugen, wenn wir das Rückenmark oberhalb des Ursprungs der Splanchnici durchschneiden. An einem so operirten Thier kann man dann nachträglich durch Reizung des Rückenmarks die erweiterten Gefässe wieder zur Contraction bringen, den gesunkenen Blutdruck auf die Norm und weit über die Norm emporheben.

Bei Anstellung der hierher gehörigen Versuche prüften wir zugleich den Einfluss der unvermeidlichen Complicationen auf die Blutkörperchenzahl. Als solche Complicationen kommen in Betracht: die Fesselung der Thiere, länger andauernde Narcose, mässige Blutverluste. Der Leser wird sich am besten orientiren, wenn wir zunächst die Zählresultate in der Reihenfolge, wie sie gewonnen wurden, mittheilen und dann erst die Wirkung der einzelnen Eingriffe aussondern.

Versuche VIII vom 1. und 3. 12. 85.

1. 12.

10h 47. Kleine Hautvene der Leiste . . . . 5 253 000.

10h 55. Kleine Muskelvene . . . . 5 258 000.

3. 12.

10h 5. Kaninchen aufgebunden. Rücken nach oben.

11 h. Seit 20 Minuten Aether-Narcose. Wirbelkanal am 7. Halswirbel eröffnet. Blut aus einer kleinen Arterie des Wirbelcanals = ... 4 956 000.

11 h 12. Thier eben aus der Narcose erwacht = ... 5 455 000.

11 h 40. Durchschneidung des Rückenmarks. Thier befindet sich seit einiger Zeit im Wärmekasten.

11 h 48. Körpertemperatur 37,00,
Blutprobe aus einer Ohrvene = ... 4 117 000.

12 h 3. Probe aus einer Ohrvene = ... 4 175 000.

12 h 18. „ „ „ „ = ... 4 106 000.

12 h 25—35. Intermittirende electrische Reizung des unteren Rückenmarksschnittes (Dubois-Schlitten, ein Bunsen-Element, 220 bis 250 mm Rollenabstand). Man bemerkte alsbald nach Beginn der Reizung pralle Füllung der blossliegenden Art. femoralis, die nach Aufhören der Reizung mehrere Minuten bestehen bleibt. Die Reflexerregbarkeit des Hinterthieres bleibt nach der Reizung längere Zeit erhöht.

12 h 35. Blutprobe Ohrvene = ... 4 712 000.
$1^1/_2$ Stunden später wird die Art. femoralis mit dem Kymographion verbunden und in derselben Weise, wie vorher, das Rückenmark gereizt. Der Blutdruck steigt dabei von 32 auf 68 mm.

Versuch IX. Kaninchen von 2260 gr [1]).

10 h 0. Probe I = ... 5 119 000.

10 h 14. Beginn der Aether-Narcose.

10 h 47. Bei fortdauernder Narcose Probe II = ... 5 050 000.

10 h 50. Blosslegung des Rückenmarks am 7. Halswirbel, hierbei ca. 3 ccm Blutverlust.

10 h 58. Probe III = ... 5 050 000.
Temperatur 36,8° bei noch fortdauernder Narcose. Gleich nachher Aether entfernt.

11 h 27. Bei erwachtem Thier Probe IV = ... 5 312 000.

11 h 32. Temperatur 37,8°.

1) In diesem und allen folgenden Versuchen wurden die Blutproben aus einer der grösseren Ohrvenen entnommen. Die Haut wurde über der zu benutzenden Vene mit einer Hohlscheere entfernt, dann das vollkommen freiliegende Blutgefäss mit einer Lancette in querer Richtung angeschnitten. Nach Gewinnung der Blutprobe wurde das Ohr derart umgefaltet, dass die Vene verschlossen war und die Falte durch eine nicht zu stark federnde Tenette in der Lage erhalten. Auf diese Weise konnten Stunden lang beliebig viele Blutproben aus derselben Vene entnommen werden. Selbstverständlich liessen wir immer einige Tropfen ausfliessen, ehe die Blutprobe in den Melangeur genommen wurde. Meist konnte auch noch am anderen Tage die Wunde nach Entfernung des sie schliessenden Gerinnsels zur Probenahme benutzt werden.

11 h 42. Rückenmark durchschnitten.
11 h 44. Probe V = ... 4 800 000.
Einige Minuten später geht das Thier zu Grunde.

Versuch X. Kaninchen von 2070 gr.
8 h 20. Thier intact. Probe I = ... 5 150 000.
8 h 33. Thier aufgebunden. Probe II = ... 5 100 000.
8 h 35. Beginn der Aetherinhalation.
8 h 42. Beginn der Operation.
8 h 58. Der Wirbelcanal ist im Niveau des 7. Halswirbels eröffnet, hierbei leichte Quetschung des Rückenmarks, die zu motorischer Parese bei ungestörter Sensibilität führt. Blutverlust ca. 2 ccm. Probe III = ... 4 175 000.
10 h 38. Thier im Wärmekasten, Temp. 38,1°. Probe IV = 3 732 000.
10 h 45. Neue Aethernarcose beginnt.
10 h 49. Starker Collaps, künstl. Respiration, vorübergehend absolute Blutleere der vorher hyperämischen Ohren.
10 h 51. Blutfülle der Ohren wieder normal. Probe V = 3 100 000.
11 h 8. Rückenmark am 7. Halswirbel mit glühendem Drahte durchbraunt.
11 h 19. Das Thier hat ca. 3 ccm Blut aus der Rückenmarkswunde verloren. Probe VI = ... 2 067 000.
11 h 50. Am 4. und 11. Brustwirbel je eine Nadel behufs electrischer Reizung in den Wirbelcanal eingeführt.
12 h 3. Temp. 38,0°. Probe VII = ... 2 100 000.
12 h 12. Rückenmark drei Minuten lang tetanisirt. Die Reizung wird
12 h 22 wiederholt. Die genommenen Blutproben verunglückten.
12 h 29—31. Dritte Reizung.
12 h 32. Probe VIII = ... 3 100 000.
12 h 50. Probe IX = ... 2 300 000.

Versuch XI. Kaninchen von 1500 gr.
9 h 15. Bei ruhig auf dem Tisch sitzenden Thiere Probe I = 5 287 000.
9 h 26. Thier aufgebunden, sonst intact = ... 5 095 000.
9 h 38. Mässige Chloroform-Narcose. Probe III = . . 5 056 000.
9 h 46. Asphyxie, künstliche Athmung.
10 h. Blutung von 5—6 ccm bei Blosslegung des Wirbelcanals. Chloroform entfernt. Thier kommt freisitzend in den Wärmekasten.
11 h 46. Thier scheint erholt, Temp. 39,2°. Probe IV = . 4 175 000.
12 h 3. Durchtrennung des Rückenmarks mit glühendem Draht.
12 h 4. Probe V = ... 4 100 000.
12 h 12. Probe VI = ... 3 300 000.
12 h 36. Reizelectroden in den Wirbelcanal eingestochen; Temp. 38,6°.
1 h 2. Probe VII = ... 3 320 000.
Bis 3 h 1 wiederholte electrische Reizungen. Blutprober missglückt.

3h 5—3h 11. Intermittirende Reizung des Rückenmarks.
3h 13. Probe VIII = ... 4 200 000.

Versuch XII. Weibl. Kaninchen von 1650 gr. Zählung der rothen und weissen Blutkörperchen, letztere genau nach dem von Thoma (Virchow's Archiv 1882 Bd. 87 p. 202) angegebenen Verfahren.

9h 42. Thier intact. Probe I weiss = ... 7357.
9h 55. Probe I roth = ... 5 790 000.
9h 58. Beginn der Aether-Narcose.
10h 13. Volle Narcose. Probe II r. = . . 5 700 000, w. = 6643.
10h 22. Rückenmark am 2. Brustwirbel durchschnitten.
10h 30. Probe III r. = ... 4 840 000, w. = 5000.
12h 10. Temp. 36,2°. Reizelectroden sind in der Gegend der Tubera ischii unter die Haut gebracht.
12h 14. Probe IV r. = ... 5 150 000, w. = 5928.
12h 21—26. Intermittirender Tetanus.
12h 26. Probe V r. = ... 5 723 000, w. = 5300.
12h 52. Temp. 38,2.
12h 58. Probe VI r. = ... 4 650 000, w. = 5000.

Um die Gefässnerven-Ursprünge zu reizen, wird jetzt eine breite Plattenelectrode auf die obere Rückengegend gelegt, die andere Electrode bleibt unter der Haut in der Gegend der Tubera ischii.

1h 15—20. Schwache Reizung, so dass eben deutliche Contractionen der Rücken- und Bauchmuskeln nachweisbar sind.
1h 21. Probe VII r. = ... 5 926 000, w. = 6426.

Aus den vorstehenden Versuchen wollen wir zunächst nur die Effecte der Durchschneidung und Reizung des Rückenmarks betrachten. In allen Fällen folgt der Durchschneidung starke Verminderung der Blutkörperchenzahl, welche schon nach 10 Minuten den niedrigsten Werth erreicht hat. Ebenso prompt folgt der Nervenreizung eine Erhöhung der Blutkörperchenzahl um 25 % und mehr. Niemand wird hier, wo wir in einer Stunde eine Reihe von Malen hohe und niedrige Werthe beliebig einander folgen lassen können, an Zerstörung oder Neubildung der rothen Blutkörperchen denken. Wir können uns einen derartigen Einfluss des Nervensystems auf die Vegetationsprocesse in den Bildungsstätten der Blutkörperchen nicht wohl vorstellen. Wenn aber hier die geänderten mechanischen Bedingungen allein für den wechselnden Blutkörperchen-Gehalt verantwortlich gemacht werden dürfen, haben wir kein Recht, bei den viel langsameren Schwankungen, wie sie im Verlaufe der fieberhaften Processe beobachtet werden, von diesen mechanischen Verhältnissen zu abstrahiren und ohne weiteres Neu-

bildung, resp. Zerfall anzunehmen. Wir werden vielmehr daran denken müssen, dass alle fieberhaften Processe mit starken Circulationsstörungen vergesellschaftet sind. Im Fieberfroste haben wir eine ähnliche Contraction kleinster Arterien vor Augen, wie sie bei Rückenmarksreizung auftritt, und in den späteren Stadien der fieberhaften Processe beobachten wir Gefässerweiterungen. verbunden mit Herabsetzung des arteriellen Druckes, ähnlich wie nach Rückenmarks-Durchschneidung.

Ein starkes Argument für unsere mechanische Erklärung ist noch der annähernde Parallelismus in den Schwankungen der rothen und weissen Blutkörperchen, wie er in dem zuletzt mitgetheilten Versuche hervortritt und wie wir ihn noch später vielfach antreffen werden[1]).

§ 3.

Wir haben nunmehr die Aufgabe, die mechanischen Bedingungen der Veränderung der Blutkörperchenzahl aufzufinden.

Wir legten uns zunächst die Frage vor, ob die Veränderung des arteriellen Druckes oder die gleichzeitige Aenderung der Weite der kleinsten Arterien und Capillaren das wesentlichere Moment sei.

Diese Frage musste sich entscheiden, wenn wir die Herabsetzung des arteriellen Druckes durch Abschwächung der Herzthätigkeit (Vagusreizung) erzielten. In diesem Falle bleiben die peripheren Gefässbahnen während der Herabsetzung des arteriellen Druckes in ihrem Lumen zunächst unverändert, resp. sie verengern

1) Dem Gedanken, dass der durch die Innervation bedingte Contractionszustand der Gefässe von Einfluss auf die Zahl der Blutkörperchen sei, begegnen wir bei nachträglicher Durchmusterung der Literatur in der Dorpater Dissertation von Alexander Andreesen 1883. Er meint, wenn das Blut durch Verengung der Gefässe in seinem Raume beschränkt werde, müsse das Plasma in die Gewebe Flüssigkeit abgeben, die Harnsecretion werde gesteigert und daraus folge eine relative Zunahme der rothen Blutkörperchen. Bei Erweiterung der Gefässe dagegen finde eine relative Abnahme durch vermehrte Aufnahme aus dem Darm und den Geweben statt. Er prüft die Richtigkeit seiner Anschauung am Menschen durch Verabreichung von Mitteln, welchen die Pharmacologie einen Einfluss auf die Weite der Gefässe zuschreibt. Die Resultate entsprechen den gehegten Erwartungen; die Blutkörperchenzahl wurde durch Alcohol erhöht, durch Chloralhydrat und Amylnitrit herabgesetzt.

sich in Folge des niedrigeren Binnendrucks. Die folgenden Versuche zeigen, dass hierbei zwar eine Verminderung der Blutkörperchen auftritt, aber in unvergleichlich geringerem Maasse als nach Rückenmarksdurchschneidung.

Versuch XIII. Kaninchen von 1940 gr. Linker Vagus durchschnitten und zur Reizung vorbereitet; linke Art. femoralis mit dem Manometer verbunden, Leitung mit Blutegelextract gefüllt.

Zeit.	Blutdruck. cm	Zahl der rothen Blutkörperchen.	Bemerkungen.
11 h 23		5 826000	
12 h 6—10	11,5—12	5 734000	
12 h 13—22	4—14	—	Reizung des Vagus.
12 h 22—26	11 - 14	—	
12 h 26—29	8—10	5 444000	Reizung „ „
12 h 29—34	9—14	—	
12 h 50—52	11—12	—	
12 h 52—56	4—7	5 490000	Reizung „ „
12 h 56—1,0	10,5—11	5 700000	
1 h 18	—	5 042000	Bei Entfernung der Canüle ca. 7 ccm Blutverlust. Einstechen einer Acupunkturnadel ins Herz zur Beobachtung der Reizwirkung.
1 h 44	—	4 971000	
1 h 52—2,3	—	—	Zweimal kräftige Vagusreizung; Blutproben missglückt.
2 h 13	—	5 246000	Seit $1^1/_2$ Minute continuirliche Reizung, sodass etwa alle 2 Sekunden 1 Puls.
2 h 23	—	5 490000	Normale Circulation.

Versuch XIV. Kaninchen von 2000 gr. Linker Vagus durchschnitten und das periphere Ende in eine Reizröhre gelegt. Hautwunde vernäht. Canüle in die linke Femoralis, mit dem Manometer verbunden. Acupunkturnadel ins Herz.

Zeit.	Blutdruck. cm	Zahl der rothen Blutkörperchen.	Bemerkungen.
11 h 27	—	5 863000	
11 h 36—39	—	5 337000	Vagusreizung 3 Minuten lang, Pulsfrequenz 58—75, zum Schluss Blutprobe.
11 h 56	—	5 896000	
12 h 2	ca. 12		

Zeit.	Blut-druck. cm	Zahl der rothen Blutkörperchen.	Bemerhungen.
12 h 2—5	6—12	5 581000	Reizung von 3 Minuten, dabei Pulsfrequenz 54—120; in der letzten Minute 54 bei Druck 7—10.
12 h 5—9	15—12,5	—	
12 h 16	—	5 900000	Pulsfrequenz 180.
12 h 25—30	11—6	5 200000	Reizung, allmählich verstärkt. Pulsfrequenz 77—40.
12 h 30—36	14—11,5	—	
12 h 40	10,5	5 782000	
12 h 50—53	5 - 8	5 382000	Reizung mit sehr langsamem Pulse.
12 h 54—1,4	12—10,5	—	
1 h 25	10,5	5 800000	Während des ganzen Versuchs kein Blutverlust ausser den Zählproben.

Es scheint in diesen beiden Versuchen eine mässige Herabsetzung der Blutkörperzahl durch längere Vagusreizung unverkennbar. Der Effect ist aber sehr gering, verglichen mit dem der Rückenmarkstrennung. Hiermit stimmt die Angabe v. Lesser's (l. c.), der es unentschieden lässt, ob und in welcher Weise die Durchschneidung der Vagi, resp. deren Reizung den Haemoglobingehalt beeinflusst.

Wir hatten noch Gelegenheit, den Effect toxischer Herzschwäche mit starker Herabsetzung des Blutdrucks zu studiren. Wenn eine grössere Menge Magnesiumsulphatlösung plötzlich in das Blut gebracht wird, beobachtet man neben starker Erregung des Athemcentrums, welche schnell von Lähmung gefolgt wird, eine hochgradige Schwäche des Herzens mit tiefem Absinken des Blutdrucks. Auch hier sinkt die Zahl der Blutkörperchen nur wenig.

Versuch XV. Kaninchen tracheotomirt, rechter Vagus durchschnitten.

Zeit.	Blut-druck. cm	Zahl der rothen Blutkörperchen.	Bemerkungen.
10 h 52	—	5 648000	
12 h 25	—	5 429000	
12 h 27	—	—	Bei beginnender Druckmessung Eintritt von $MgSO_3$ in die Arterie, darnach enorme Schwankung des Blutdrucks, Stillstand der Athmung, künstliche Respiration.
12 h 31	2	5 412000	
12 h 37—41	11—12,2	5 389000	Thier reactionslos.
12 h 48—54	2—11	—	electrische Vagusreizung.
1 h 13	6,5	—	Etwas $MgSO_3$-Lösung eingespritzt: Vagusreizung.
1 h 14—19	2,5—5,0	5 139000	

Capitel III.

Untersuchung über die Tragweite der Transsudationsprocesse.

Qualitativ lassen sich alle bisher von uns beobachteten Erscheinungen durch Aenderung des normalen Gleichgewichtes zwischen Filtration aus den Capillaren und Resorption erklären.

Mobitz und einige andere, oben bereits citirte Schüler Alexander Schmidt's möchten freilich, ausgehend von der ziemlich grossen Constanz des specif. Gewichtes des Plasma, derartigen Processen nur einen sehr geringen Einfluss auf die Concentration des Blutes zuschreiben. Da aber die Beweise, welche Mobitz für die unveränderliche Dichte der Blutflüssigkeit gefunden zu haben glaubte, von seinen Nachfolgern Sommer und Götschel bereits als nicht stichhaltig erkannt worden sind, müssen wir uns nach anderen Aufschlüssen über die Tragweite des Eintritts und Austritts von Flüssigkeit umsehen.

Eine sehr grosse Rolle schreibt diesen Factoren in jüngster Zeit Regéczy[1]) zu. Er sieht in ihnen das wesentliche Mittel, durch welches der Blutdruck auf seiner mittleren Höhe erhalten wird. Die Schüler Ludwig's, welche systematisch die Wirkung von Blutverlusten und Transfusionen untersucht haben (Tappeiner, Worm-Müller, v. Lesser), constatirten bekanntlich, dass nach beiderlei Eingriffen verhältnissmässig rasch der normale Blutdruck sich wieder herstellt und suchten die Ursache dieser Regulation in den Ringmuskeln der kleinen Gefässe, deren Tonus in bekannter Weise vom Nervensystem beherrscht und den Bedürfnissen des Körpers angepasst werde. Regéczy will diese Erklärung nicht gelten lassen; er meint, die Druckausgleichung müsste noch sehr viel rascher erfolgen, als das in Wirklichkeit geschieht, wenn sie durch die Gefässnerven vermittelt wäre. Er sucht das regulatorische Moment in der Verschiebung des Gleichgewichts zwischen Filtration und Resorption, welche so lange andauere, bis sich wieder annähernd normale Spannung im Arteriensystem hergestellt habe.

Unserer Meinung nach sind die Versuche, durch welche

---

1) Regéczy, Pflüger's Arch. Bd. 37 p. 73.

Regéczy diese Anschauung zu begründen suchte, nicht beweiskräftig; u. z. deshalb nicht, weil er zwei scharf zu trennende Processe nicht genügend auseinander gehalten. Das ist einmal der endosmotische Ausgleich zwischen Blut- und Gewebsflüssigkeit, wie er sich vollzieht, sobald die chemische Zusammensetzung von ersterer oder letzterer sich geändert hat, und andererseits die Filtration und Resorption, welche vom Druck abhängig ist. Der erstere Process erfolgt jedenfalls sehr rasch. Dafür liegen vollgiltige Beweise vor. Wir erinnern nur an den momentanen Ausgleich der Gasspannungen zwischen Blut und Lungenluft, zwischen Blut und Geweben, an die ausserordentliche Schnelligkeit, mit der leicht diffundirende Farbstoffe nach ihrer Einführung in's Blut sich gleichmässig zwischen diesem und den Gewebsflüssigkeiten vertheilen.

Besonders frappante Beweise der Schnelligkeit dieser endosmotischen Wanderungen haben die Zucker-Einspritzungen L. von Brasols[1]) ergeben. In wenigen Minuten waren viele Gramm des eingespritzten Zuckers in die Gewebe übergetreten und dafür noch viel grössere Mengen Flüssigkeit in die Gefässe diffundirt, derart dass der Haemoglobingehalt des Blutes um 30—60$^0/_0$ herabging. Die erst nach Vollendung unserer Arbeit erschienene Untersuchung von Klikowitsch (Du Bois' Archiv 1886 p. 518) hat nach Einführung von Salzlösungen in's Blut ähnlich schnelle Aenderungen seiner Zusammensetzung constatirt.

Regéczy hat nun in den Versuchen, welche die Schnelligkeit der Filtrations-Processe darthun sollten, diese endosmotischen Vorgänge nicht ausgeschlossen. So spritzte er in einer Versuchsreihe reines Wasser in grösseren Mengen ein und findet durch die specif. Gewichtsbestimmung, dass dieses in wenigen Minuten zum grössten Theil das Gefässsystem wieder verlassen hat.

Ganz andere Resultate erzielten wir bei Einführung von Salzlösungen, deren Concentration möglichst sorgfältig derjenigen der Blutflüssigkeit angepasst war, so dass der endosmotische Ausgleich durch die Capillarwände auf ein Minimum reducirt wurde.

Alle diese Versuche wurden in der Art angestellt, dass eine physiologische ClNa-Lösung langsam in eine Hautvene infundirt wurde, nachdem vorher eine Probe zur Zählung der rothen und weissen Blut-

1) Archiv f. (Anatomie und) Physiologie 1884 p. 211.

körperchen entnommen war. Die Injection geschah aus einer in ccm getheilten Mariotte'schen Röhre unter constantem Druck. Die Injectionsflüssigkeit war annähernd körperwarm. Nach der Infusion wurden in passenden Zeitintervallen die Zählproben wiederholt. Um annähernd zu beurtheilen, wie viel von der infundirten Lösung noch in der Blutbahn vorhanden ist, berechnen wir die Verminderung, welche die Blutkörperchenzahl durch gleichmässige Mischung der injicirten Flüssigkeit mit dem gesammten Blute, letzteres zu $^1/_{14}$ des Körpergewichts angenommen, erfahren muss.

Versuch XVI. Männliches Kaninchen von 2000 gr = 143 gr = 136 ccm Blut.

10 h 40. I r. = ... 5 490 000.
Thier wird aufgebunden, die linke Vena jugularis mit Canüle versehen.
11 h 10. II r. = ... 5 340 000.
11 h 12—14. Injection von 30 ccm Kochsalzlösung 0,73 %. Aus der Verdünnung berechnete Zahl der rothen Blutkörperchen . . . . 4 498 000.
11 h 15,5. III r. = ... 4 490 000.
Das Thier wird abgebunden, nachdem die Wunde vernäht ist.
11 h 46. IV r. = ... 4 556 000.
11 h 57. . . . . w. = 8700.
12 h 48. V r. = ... 5 010 000.
1 h 40. VI r. = ... 5 145 000.
Das Thier hat sehr viel Urin entleert.
2 h 0. . . . . w. = 7890.
3 h 5. VII r. = ... 5 225 000, w. = 7600.
Am folgenden Tage VIII r. = ... 5 200 000.

Versuch XVII. Kaninchen von 1970 gr = 141 gr = 134 ccm Blut. Dem Thier wird eine Canüle in die Vena facialis sinistra eingelegt, dann dasselbe frei hingesetzt.

11 h 15. I r. . . . . 5 520 000, w. = 8520.
11 h 30—40. Injection von 37,6 ccm ClNa-Lösung von 0,73 %.
Berechnete Zahl der rothen Blutkörperchen = 4 310 000.
11 h 42. II r. . . . . 4 153 000, w. = 11000.
12 h 3. III r. . . . . 4 262 000.
12 h 35. IV r. . . . . w. = 9710.
12 h 45. V r. . . . . 4 860 000.
1 h 40. VI r. . . . . 4 875 000, w. = 9232.
2 h 38. VII r. . . . . 5 250 000.
7 h 30. VIII r. . . . . 5 200 000, w. = 8700.
Nach 3 Tagen:
IX r. . . . . 5 420 000, w. = 8520.

Nach weiteren 3 Tagen:

X r. . . . . 5 532 000, w. = 8000.

Bemerkenswerth ist die starke Temperatursteigerung, welche in diesen und mehreren ähnlichen Versuchen, in denen darauf geachtet wurde, nach der Injection auftrat. Die im Mastdarm des vollkommen ruhig dasitzenden Thieres gemessene Temperatur war:

$^1/_2$ Stunde nach der Injection	40,3
3 Stunden „ „ „	41,3
$5^1/_2$ „ „ „ „	40,7
9 „ „ „ „	39,8.

In den folgenden Tagen normal zwischen 39,3—39,6.

Versuch XVIII. Dasselbe Kaninchen wie in Versuch XVII, 10 Tage später, Gewicht 2110 gr = 151 gr = 143 ccm Blut.

11 h wird das Thier aufgebunden, Canüle in die rechte Vena facialis eingelegt.

11 h 30. Thier abgebunden.

11 h 45. I r. = ... 5 200 000.

12 h 19. w. = 8000.

Das Thier reisst sich die Canüle aus der Vene, wird 12 h 30 deshalb wieder aufgebunden; Canüle in die Vena femoralis.

12 h 50—57. Injection von 32 ccm ClNa-Lösung von 0,73%.

Berechnete Zahl der rothen Blutkörperchen = 4 249 200.

12 h 58. II r. = ... 4 250 000, w. = 12600.

1 h 5. Schenkelwunde vernäht, Thier abgebunden.

1 h 55. III r. = ... 4 537 500, w. = 11325.

2 h 15. IV . . . . w. = 12000.

3 h 37. V r. = ... 4 800 000, w. = 10630.

Am folgenden Tage:

11 h 20. VI r. = ... 5 178 000, w. = 8125.

Auch diesmal folgte der Injection der ClNa-Lösung eine Temperatursteigerung, allerdings nicht so bedeutend wie beim vorigen Versuch.

Versuch XIX. Kaninchen von 1570 gr = 112 gr = 107 ccm Blut.

11 h 20. I r. = ... 5 310 000.

11 h 30. Aufgebunden, Canüle in die Vena facialis posterior.

12 h 20. II r. = ... 5 192 000.

12 h 21—44. Injection von 35 ccm ClNa-Lösung von 0,73%.

Berechnete Menge der rothen Blutkörperchen = 3 912 000.

12 h 44. III r. = ... 3 687 500.

Starke Zunahme der weissen Blutkörperchen und Aufblähung der rothen.

1 h. Wunde ist desinficirt und vernäht, Thier wird abgebunden.

1 h 50. IV r. = ... 5 103 500.

3 h 30. V r. = ... 5 015 000.

Um zu entscheiden, ob die Injection der ClNa-Lösung als solche die fieberhafte Temperatursteigerung bedingt, oder ob diese durch zufällig mit der Injections-Flüssigkeit ins Blut eingedrungene pathogene Organismen bedingt sei, hatten wir in diesem Falle die ClNa-Lösung durch längeres Kochen sterilisirt; Bürette, Schlauch, Cantile aber längere Zeit vor dem Versuch mit Sublimatlösung gefüllt gehalten, dann mit ausgekochtem destill. Wasser gespült, ehe die sterilisirte ClNa-Lösung eingefüllt wurde. Trotz dieser Vorsichtsmaassregeln trat eine Temperatursteigerung auf, deren Maximum 3 Stunden nach der Injection 40,5° C. betrug.

Am 3. Tage trat wieder Fieber auf, offenbar bedingt durch Infection der stark geschwollenen und speckig infiltrirten Halswunde.

Versuch XX. Graues Kaninchen 1770 gr = 126,4 gr = 120 ccm Blut.

10 h 33. I r. = ... 5 152 500, w. = 6000.

10 h 43. Thier aufgebunden; Vena facialis sinistra präparirt.

10 h 4—5,5. Injection von 53 ccm blutwarmer sterilisirter ClNa-Lösung von 0,73%. Wunde sofort vernäht, Thier abgebunden.

Berechnete Menge der rothen Blutkörperchen 3 574 000.

11 h 10. II r. = ... 3 510 500, w. = 9580.

12 h 11. III r. = ... 4 100 500, w. = 8400.

2 h 1. IV r. = ... 4 307 000, w. = 7950.

Am folgenden Tage:

9 h 50. V . . . . w. = 8970

11 h. VI r. = ca. . . . . 5 100 000.

Vier Tage später:

11 h 58. VII r. = ... 5 133 000, w. = 6070.

In diesem Falle hatte die sehr reichliche Injection nur eine sehr geringe Temperatursteigerung zur Folge (stündliche Messungen ergaben als Maximum $3^1/_2$ Stunden nach der Injection 39,9° C.), so dass es wahrscheinlich wird, dass die im vorigen Versuch beobachtete Temperatursteigerung Folge ungenügender Antisepsis war.

Einige Tage später tritt nach Injection von Heujauche prompte Temperatursteigerung bis 40,7 auf. Dies beweist, dass das Thier auf pyrogene Einflüsse in normaler Weise reagirt.

Die aus den vorstehenden Protokollen mitgetheilten Zahlen zeigen im Ganzen, dass unmittelbar nach der Injection die aus der Verdünnung des Blutes berechnete Blutkörperchenzahl mit der gefundenen befriedigend übereinstimmt.

Erst eine Stunde nach der Injection finden wir das Blut wieder erheblich concentrirter, aber nur in einem Falle (Versuch XIX) scheint diese Zeit zur Elimination der ClNa-lösung genügt zu

haben. In den übrigen Fällen bedurfte es dazu mehrerer Stunden [1]).

Die in Versuch XIX beobachtete zu starke Verdünnung des Blutes nach der Injection ist wahrscheinlich dadurch veranlasst, dass die ClNa-lösung beim Kochen behufs Sterilisation zu concentrirt geworden war und in Folge dessen einen endosmotischen Wasserstrom aus den Geweben veranlasst hat.

Eine ähnliche endosmotische Wasseraufnahme fand in dem Versuche XXII statt. Hier wurde statt einer ClNa-Lösung ein mit physiol. Kochsalzlösung bereiteter Extract aus 5 Blutegelköpfen, um die Gerinnung bei dem nachfolgenden, später zu beschreibenden Durchströmungsversuch zu verhindern, injicirt.

Kaninchen von 1790 gr = 128 gr = 122 ccm Blut.

9 h 30. Thier freisitzend.

I r. = ... 5 426 000, w. = 7990.

11 h 30. Thier seit $1\frac{1}{2}$ Stunden aufgebunden.

II r. = ... 5 320 000, w. = 7940.

12 h 38—41. Injection des oben erwähnten Extractes (22 ccm).

(Berechnete Zahl der rothen Blutkörperchen . 4 507 000).

12 h 42. III r. = ... 4 150 000.

12 h 45. III . . . . w. = 13000.

12 h 57. IV r. = ... 4 200 000, w. = 11800.

Während bei Durchschneidung und Reizung des Rückenmarks weisse und rothe Blutkörperchen parallele Aenderungen erfahren, sehen wir nach ClNa-Injection eine rapide Zunahme der weissen Blutkörperchen, die schon nach wenigen Minuten ihr Maximum, in manchen Fällen Verdoppelung der früheren Zahl, erreicht.

1) Nur in einem Falle beobachteten wir einen wohl als pathologisch zu betrachtenden rascheren Austritt der injicirten Flüssigkeit.

Es handelte sich um ein Kaninchen, welches mehr als 3 Stunden vor der Injection aufgebunden war, bei dem durch einen später (vergl. p. 329, Versuch XXIV) zu besprechenden Eingriff lange Zeit der Venendruck abnorm erhöht war und welches sich auch dadurch als anormal characterisirte, dass es $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Injection von 40,5 ccm physiol. ClNa-Lösung unter Lungenoedem verstarb.

Das Thier wog 1840 gr = 132 gr = 125 ccm Blut.

11 h 55. I r. = ... 5 634 000, w. = 7320.

Nachdem wiederholt kleine Mengen Blutegel-Extract injicirt waren

1 h 4. II . . . . 5 185 000, w. = 8000.

1 h 17—25. Injection von 40,5 ccm. ca. 22° warmer ClNa-Lösung von 0,73% (berechnete Verdünnung 3 920 000 roth. Blutk.).

1 h 36. III . . . . 4 637 000, w. = 8025.

Ohne eine endgiltige Erklärung dieser Thatsache geben zu wollen, möchten wir doch darauf hinweisen, dass die mikroskopische Untersuchung einen starken Ueberschuss der weissen Blutkörperchen in den Capillaren und kleinsten Venen nachweist. Sie adhäriren hier vielfach der Wand, bewegen sich langsam voran. Die nach der Verdünnung veränderten Adhäsionsbedingungen mögen wohl eine Ablösung dieser Wandschichten und dadurch Zunahme der weissen Blutkörperchen in den grösseren Stämmen bewirken.

Wir hielten es nicht für nöthig, gegenüber den vollgültigen Beweisen, welche sich aus den Arbeiten von Brasol und Regéczy für die Schnelligkeit der endosmotischen Processe entnehmen lassen, eigene Versuche ad hoc anzustellen. Man halte nur mit unseren eben mitgetheilten Versuchen das Ergebniss zusammen, welches Regéczy nach Injection von Aq. destill. ins Blut erhielt. Einem kleinen Hunde, dessen Blutmenge, gleich $^1/_{14}$ des Körpergewichtes, 340 gr betragen würde, entnahm er successive kleine Blutproben zur Bestimmung des specif. Gewichtes und injicirte dafür grössere Mengen Wasser. — Die specif. Gewichtsbestimmung geschah stets wenige Minuten nach der Wassereinspritzung; aus ersterer berechnet sich die Verdünnung des Blutes und damit die Wassermenge, welche in ihm verblieben war, wie folgt:

I.	Injection	100 ccm	Wasser	wovon	25	sich nach einigen Minuten noch im Blut fanden.
II.	„	200 „	„	„	40	
III.	„	200 „	„	„	70	

In einem anderen Falle, wo der Haemoglobingehalt spektroskopisch bestimmt wurde, erhielt das Thier binnen 40 Minuten das $1^1/_2$ fache seines Blutvolumens an Wasser eingespritzt. Die vor und nach der Injection entnommenen Blutproben zeigten keinen merklichen Unterschied im Haemoglobingehalt; es hatte also fast alles Wasser die Blutbahn wieder verlassen.

So prompt wie hier der Austritt von Wasser gestaltet sich in den Versuchen von Brasol (l. c.) der Austritt des in 30—40% Lösung zugeführten Zuckers aus dem Blute und der endosmotische Eintritt von Wasser in dasselbe. 2 Minuten nach der 4—6 Minuten in Anspruch nehmenden Zuckerinjection war nur noch etwa die Hälfte der injicirten Menge im Blute vorhanden; das übrige war bereits in die Gewebe ausgetreten. Zugleich hatte das Blut sich durch

Aufnahme von Wasser aus den Geweben enorm verdünnt. Seine Concentration betrug nach der Injection nur noch 31—80 % der unmittelbar vorher beobachteten, während die mit dem Zucker eingeführten Wassermengen allenfalls eine Verdünnung von 6—8 % hätten bewirken können.

Gegenüber diesen Daten bedarf die Annahme von Regéczy, dass es für die rasche Wiederherstellung des ursprünglichen Blutvolumens durch Transsudations-Prozesse gleichgiltig sei, ob man das Blutvolumen durch Wasser- oder Bluteinspritzung vermehrt habe (l. c. p. 96), keiner weiteren Widerlegung. Die rasche Wiederherstellung des Blutdrucks nach Transfusionen lässt sich durch Austritt von Flüssigkeit allein, wie dies Regéczy will, nicht erklären. Man wird nach wie vor an der regulatorischen Thätigkeit der Gefässnerven festhalten müssen.

Capitel IV.

Mikroskopische Studien über die Vertheilung der Blutkörperchen im Capillarsystem.

Wir sind jetzt zu der Ueberzeugung gekommen, dass die rasche Abnahme der Blutkörperchenzahl nach Rückenmarksdurchschneidung nicht allein auf einer Aufnahme von Gewebsflüssigkeit in das Blut beruhen kann. Wir werden daher zu jener Erklärung zurückgeführt, welche wir oben schon in Erwägung gezogen hatten, dass in den Capillaren grosse Mengen von Blutkörperchen zurückgehalten werden können, wodurch eine relative Armuth an ihnen in den grossen Gefässstämmen entsteht. Es galt nun, die fraglichen Vorgänge durch mikroskopische Beobachtung an durchsichtigen Theilen lebender Thiere zu erhärten. Wir wählten zu unsern Untersuchungen die classischen Objecte, Schwimmhaut, Mesenterium und Zunge curarisirter Frösche.

Bei normalem Kreislauf beobachtet man in jedem Gesichtsfeld einzelne Capillaren, durch welche nur hier und da ein rothes Blutkörperchen hindurchschiesst, während dieselben in den meisten Capillaren eine dichte Colonne bilden. Durchschneidet man bei einem solchen Thiere das Rückenmark etwa am 3. Wirbel, so erleiden die Schwimmhautgefässe zunächst eine sehr starke Contraction, die mehrere Minuten anhält. Viele Capillaren sind in dieser

Zeit gar nicht als solche zu erkennen, andere enthalten entweder gar keine, oder nur sehr wenige Blutkörperchen. Allmälig erweitern sich die Gefässe, die Zahl der rothen Blutkörperchen nimmt wieder zu und längstens $^1/_4$ Stunde nach der Durchschneidung erscheinen sämmtliche Gefässe gegen die Norm stark erweitert und alle Capillaren gleichmässig dicht gefüllt von Blutkörperchen. Man gewinnt den Eindruck, als sei das Capillarnetz dichter geworden, was sich wohl daraus erklärt, dass einzelne Capillaren in der Norm dauernd nur Plasma führten (Vasa serosa) und desshalb der Beobachtung entgingen.

Behufs Reizung des Rückenmarkes applicirten wir eine Drahtelectrode an der caudalen Schnittfläche der Markes, eine zweite unter der Haut der Kreuzgegend. Schwächste Ströme bewirkten eine geringe Erweiterung der Gefässe und starke Beschleunigung des Blutstroms; in einigen Fällen schienen auch die Blutkörperchen dichter aneinander zu liegen. Stärkere Ströme bewirkten mit der Dauer der Reizung zunehmende Contraction der Arterien, welche in Gefässen von 30—50 μ Durchmesser bis zur Undurchgängigkeit für rothe Blutkörperchen sich steigern konnte. Bevor es zum vollen Verschluss kam, bot eine solche Arterie denselben Anblick, wie die engeren Capillaren beim normalen Thier: in weiten Intervallen schiessen einzelne Blutkörperchen mit Geschwindigkeit durch. In diesem Stadium hat natürlich der Strom in den meisten Capillaren gänzlich aufgehört; zeitweilig sieht man eine rückläufige Strömung aus den Venen in die Capillaren. Ehe es zum vollkommenen Stillstand kommt und während sich nach Aufhören der Reizung die Circulation wiederherstellt, beobachtet man in fast allen Capillaren erhebliche Vergrösserung der Zwischenräume zwischen den Blutkörperchen. Viele Capillaren präsentiren sich als evidente Vasa serosa.

Am freigelegten Mesenterium wurden im Ganzen dieselben Erscheinungen beobachtet. Als es nach längerer Zeit in einzelnen Gefässen zu gänzlichem Stillstand der Circulation kam, zeigte sich in diesen ein grösserer relativer Reichthum an Blutkörperchen, deutlich kenntlich an dem gesättigten Roth dieser Gefässe im Vergleich zu gleich weiten, normal durchströmten.

Wir können jetzt der, Seite 309 als möglich angedeuteten Erklärung für den wechselnden Gehalt des Blutes an Blutkörperchen eine präcisere Fassung geben. Jede Verengerung grösserer Capil-

largebiete, resp. der zu ihnen führenden Arterien hat eine relative Anhäufung von Plasma in diesem Capillargebiete zur Folge. Dadurch wird das übrige Blut an Plasma ärmer und reicher an rothen Blutkörperchen. Erweiterung der Capillargebiete, wie sie z. B. nach Rückenmarksdurchschneidung auftritt, lässt alle Capillaren sich gleichmässig mit Blutkörperchen füllen; das vorher in den Capillaren überschüssig vorhandene Plasma vertheilt sich gleichmässig im ganzen Blute und verdünnt dieses. Es wirkt also Erweiterung grosser Capillargebiete in demselben Sinne, wie Resorption von Flüssigkeit; Verengerung wie verstärkte Filtration. Bei Reizung und Durchschneidung des Rückenmarks wirken nun die Aenderung der Filtrationsprocesse und die Aenderung der Capillarfüllung in gleichem Sinne die Zahl der Blutkörperchen in den grösseren Gefässen vermindernd. Daher die sehr starke Wirkung, welche wir in diesen Fällen beobachten. Bei der Vagusreizung mindert der erniedrigte Blutdruck die Transsudation, die Weite der Blutgefässe wird nur wenig geändert; sie dürften sich in Folge des verminderten Drucks etwas verengen, also ein wenig auf Erhöhung der Blutkörperchenzahl hinwirken. Beide Momente sind hier antagonistisch, daher die geringe Wirkung.

Capitel V.

Wirkung des gesteigerten Venendrucks.

Eine weitere Prüfung der durch die mikroskopischen Untersuchungen gewonnenen Anschauungen lässt sich vornehmen, indem wir, statt wie in den früheren Versuchen von den Arterien her, jetzt von der venösen Seite die Weite der Capillargefässe zu ändern suchen. Derartige Versuche liefern auch eine experimentelle Widerlegung der oben besprochenen Anschauungen Regéczy's über die Ursache der Constanz des Arteriendrucks.

Wenn wir durch mechanische Einwirkungen den venösen Druck bedeutend erhöhen und gleichzeitig den arteriellen in mässigem Grade herabsetzen, so wird die Resorption im Capillargebiet sicherlich durch das erstere Moment mehr behindert, als durch das letztere gefördert. Wir müssten also nach Regéczy eine progressive Abnahme des Arteriendrucks erwarten. Es zeigt derselbe aber auch in diesem Falle eine Tendenz zur Norm zurückzukehren;

folglich müssen andere Momente als die veränderten Filtrations- und Resorptions-Verhältnisse dafür verantwortlich sein.

Ein Mittel, mechanisch den Venendruck zu erhöhen und gleichzeitig den arteriellen herabzusetzen, bietet die Athmung comprimirter Luft. Der eine von uns[1]) hat schon vor Jahren hierher gehörige Versuche angestellt. Erhöhte man in diesen Versuchen die Spannung der Lungenluft für längere Zeit um den Werth einer Wassersäule von 20—50 cm, so sank der Arteriendruck entsprechend der starken Behinderung für den Eintritt des venösen Blutes in den Thorax und der Erschwerung der Passage in den Lungencapillaren oft bis auf die Hälfte herab. Alsbald aber begann er wieder zu steigen und hatte nach 1—2 Minuten, trotz Fortdauer des Hindernisses, die normale Höhe nahezu wieder erreicht.

Dieselbe Aenderung der Druckverhältnisse erzielten wir, wenn wir eine grössere Arterie direct mit einer entsprechenden Vene verbanden, also einen Theil des Blutes mit Umgehung der Capillaren in das Venensystem gelangen liessen. Wie die folgenden Protocolle zeigen, wird auch in diesem Falle das anfängliche Absinken des Arteriendrucks rasch compensirt, trotzdem alle Bedingungen einer erhöhten Transsudation gegeben sind.

Versuch XXI. Kaninchen von 1850 gr = 132 gr = 126 ccm Blut.

9 h 50. Bei freisitzendem Thier:

I r. = ... 5 880 000, w. = 8140.

Thier wird aufgebunden, eine Trachealcanüle behufs Messung der Athmung, deren Resultate nicht hierher gehören, eingelegt; ferner die linke Arteria femoralis mit einem Manometer versehen; die linke Art. carotis mit der gleichseitigen Vena jugularis externa durch eine passend gekrümmte Y-förmige Glascanüle, welche mit Blutegelextract gefüllt war, verbunden. Der dritte Schenkel des Y war dazu bestimmt, wenn nöthig, während des Versuches Blutegelextract nachzuspritzen.

Nach Beendigung der Operationen athmete das Thier bis zu Ende des Versuches durch Ventile und eine Gasuhr, welche der Athmung nur sehr geringen Widerstand entgegensetzten.

12 h 33. II r. = ... 5 700 000, w. = 8200.

12 h 50. Beginn der Ueberströmung aus der Carotis in die Jugularis.

12 h 53. III r. = ... 5 265 000, w. = 10600.

12 h 55. Injection von 1 ccm Blutegelextract.

1 h 10. Bei fortdauerndem flottem Strome zwischen Arterie und Vene
IV r. = ... 4 905 000, w. = 9850.

1 h 20. V r. = ... 4 080 000, w. = 12520.

1) Zuntz, Pflüger's Archiv, Bd. 17.

1 h 21. Ueberströmen unterbrochen. In der Canüle fand sich ein wandständiges Gerinnsel, wodurch das Ueberströmen nicht gehindert, gewiss aber in den letzten Minuten abgeschwächt war.

2 h 8. VI r. = ... 4 865 000, w. = 9900.

Versuch XXII. Dem Kaninchen von 1790 gr Gewicht wurde zunächst eine Infusion physiol. ClNa-Lösung gemacht, worüber bereits oben S. 322 berichtet wurde.

12 h 57. $^1/_4$ Stunde nach beendeter Infusion ergab die Zählung:
IV r. = ... 4 200 000, w. = 11800.

Ohne weiteren Eingriff musste nach dem Resultat aller anderen Infusionsversuche jetzt eine allmälige Zunahme der rothen und Abnahme der weissen Blutkörperchen erwartet werden.

1 h 2 begann die Ueberströmung aus der linken Art. carotis in die zugehörige Vena jugularis externa.

1 h 8. Injection von etwa 2 ccm Blutegelextract, welche durch Verdünnung die Zahl der Blutkörperchen um 74000 vermindern würde.

1 h 12. V r. = ... 3 880 000, w. = 12270.
Die Abnahme beträgt also 320 000 rothe.

1 h 24 ca. 2 ccm Blutegelextract injicirt. Temp. 39,5, dabei ganz kalte, anämische Ohren.

1 h 34. Temp. 39,7. Ohren wie vorher.

1 h 45. Injection von 2 ccm Blutegelextract.

1 h 52. VI r. = ... 4 770 000.

2 h 34. 2 ccm Blutegelextract injicirt.

3 h 33. VII r. = ... 4 630 000.

Der Strom von der Arterie zur Vene fliesst noch vollkommen frei. Temp. 38,7; die Ohren erscheinen ganz blutleer.

3 h 34. Ueberströmung unterbrochen, etwa 2 ccm Kochsalzlösung injicirt.

4 h 10. VIII r. = ... 4 380 000.

Versuch XXIII. Kaninchen von 3320 gr. Tracheotomie; Verbindung des centralen Endes der Carotis mit dem peripherischen der Jugularis externa durch eine ziemlich enge Canüle.

11 h 26. I r. = ... 5 280 000, w. = 7760.

11 h 45. Blutdruck in der Art. femoralis gemessen 9,5—10,5.

11 h 46. Beginn der Ueberströmung.

11 h 46—53. Blutdruck 8,5—9,8.

11 h 51. II r. = ... 5 275 000.

12 h 0. . . , ... w. = 7790.

12 h 18. III r. = ... 4 930 000.
Temp. 36,6. Thier in den Wärmekasten.

12 h 29. w. = 8700.

Es wird nunmehr eine möglichst weite Glascanüle zwischen rechter Carotis und centralem Ende der zugehörigen Jugularis eingebunden.

2 h 23—25. Blutdruck in der Femoralis 8,7 — 7,2 — 7,7 — 7,0 — 6,5.
2 h 26. Ueberströmen beginnt.
Blutdruck 4,5 — 3,5 — 4,0 — 3,6.
2 h 29. Ueberströmung unterbrochen.
Blutdruck 4,0 — 3,8 — 3,9 — 3,7.
2 h 31. Ueberströmung beginnt wieder.
Druck 3,9 — 3,6 — 3,5 — 4,0 — 5,0.
2 h 36. Bei fortdauerndem Ueberströmen.
Druck 5,0 — 4,9 — 5,1 — 5,5.
2 h 39. Druck 5,5 — 5,7 — 6,2.
2 h 40. Ueberströmung unterbrochen, sofort darnach
Druck 6,1 — 6,5 — 6,8 — 6,2 — 6,4.
2 h 42. Ueberströmung beginnt, sofort darnach:
Druck 6,0 — 5,6 — 5,3 — 5,4.
2 h 45. Druck 5,4. Gerinnung.

Versuch XXIV. Kaninchen von 1840 gr Gewicht. (Vergl. S. 322, Anm.)
10 h. Thier aufgebunden. Verbindung der centralen Enden der Carotis und Vena Jugul. dextra. Manometer in der Art. femoralis.
11 h 30. Alles fertig; Temp. = 37,0. Thier in den Wärmekasten.
11 h 51. Temp. 37,7.
11 h 55. I r. = ... 5 634 000, w. = 7320.
11 h 59—12,1. Blutdruck 9,2—10,2.

Mehrmaliges Oeffnen und Wiederschliessen der Verbindung zwischen Carotis und Jugularis bedingt Sinken bezw. Steigen des Druckes um je 1 cm.

12 h 4. Freies Strömen zwischen Art. und Vene, Druck 9,5.
12 h 6. II r. = ... 5 627 000, w. = 7200.
12 h 9—11. Druck 9,5—9,0.

Nochmaliger Verschluss und Oeffnen der Communication, jedesmal Steigen resp. Sinken des Druckes um 1 cm.

12 h 16. Druck 8,8 — 9,2. Temp. 38,1.
12 h 21—24. Unruhe mit Drucksteigerung bis 13,0.
12 h 25. Druck 9,0 — 9,3.

Dem Schliessen und Oeffnen folgt, wie oben Steigen, resp. Sinken des Druckes um 0,8 cm, doch stellt sich binnen 5 Secunden der frühere Normaldruck wieder her, d. h. der Drucksteigerung beim Schliessen folgt in einigen Secunden eine gleich grosse Senkung, der Senkung nach dem Oeffnen eine entsprechende Erhöhung des Druckes.

12 h 30. Bei freiem Ueberströmen Druck 8,8 — 9,3.
12 h 33. III r. = ... 5 221 000, w. = 7360.
12 h 38—48. Druck 8,8 — 9,0; bei Unruhe Steigerung bis 11. Temp. 38,1.
1 h 4. IV r. = ... 5 185 000, w. = 8000.

Jetzt folgt Kochsalzinfusion. (Vergl. S. 322, Anm.)

Die Wirkung der Blutüberströmung auf die Zahl der rothen Blutkörperchen ist, wie man sieht, ziemlich inconstant, doch ist eine Neigung zum Absinken derselben während der Ueberströmung und eine Wiederzunahme nachher unverkennbar. In dem Versuche XXI ist das Absinken so stark, wie nach Rückenmarks-Durchschneidung. Aus vermehrter Resorption, resp. verminderter Transsudation von Flüssigkeit lassen sich diese Aenderungen nicht erklären, wie oben bereits ausgeführt. Die venöse Stauung muss aber in ähnlicher Weise, wenn auch in schwächerem Grade als die Lähmung der Ringmuskulatur der Arterien, die Capillaren ausweiten und dadurch in der früher erörterten Weise die Dichte der Blutkörperchen in ihnen vermehren, in den grossen Gefässen entsprechend vermindern.

Die Wirkung auf die weissen Blutkörperchen ist ebenfalls inconstant; die meist beobachtete Vermehrung derselben dürfte sich aus den, durch venöse Stauung geänderten Bedingungen der Randschichtenbildung erklären.

Capitel VI.

Wirkung der Muskelthätigkeit auf die Concentration des Blutes.

Nachdem wir die wesentlichen Ursachen wechselnder Concentration des Blutes in den vorstehenden Capiteln analysirt haben, fragt es sich, wie das Zusammenwirken dieser Ursachen sich bei den wichtigsten Functionen des normalen Thieres gestaltet.

In erster Linie kommt hier die Muskelthätigkeit in Betracht. Da dieselbe ausschlaggebend ist für die Grösse des gesammten Stoffwechsels, da die Leistung der rothen Blutkörperchen als Sauerstoffträger bei ihr am meisten in Anspruch genommen wird, gewinnt ihr Einfluss auf die Vertheilung der rothen Blutkörperchen erhöhtes Interesse.

Untersuchungen, welche der eine von uns mit Geppert[1]) über die Regulation der Athmung bei Muskelthätigkeit ausgeführt hat, wiesen ebenfalls auf die Nothwendigkeit hin, ihren Einfluss auf die Blutzusammensetzung klar zu stellen.

Die Einwirkungen willkürlicher, durch äussere Reize (Hetzen) angeregter Muskelthätigkeit auf den Kreislauf lassen sich in directe

1) Geppert u. Zuntz in diesem Hefte des Archivs.

und indirecte zerlegen. Die Blutdruckmessungen an curarisirten Thieren zeigen, dass jeder sensible Reiz den Blutdruck stark beeinflusst. Bei normalen Thieren beobachteten wir öfter, dass willkürlichen Bewegungen eine Steigerung des Blutdruckes um einen Moment vorausging. Die psychischen Erregungen können also schon auf den Blutdruck wirken, ehe sie sich in Muskelaction offenbart haben.

Diese letztere selbst wirkt, abgesehen von den sie begleitenden Innervationen der Gefässmusculatur, auf zwei ganz verschiedenen Wegen auf den Blutdruck. Erstens mechanisch durch Auspressen der Capillaren und Venen, durch mechanische Behinderung des Stromes[1]), durch Förderung des Lymphstromes; zweitens durch die Einwirkung der Stoffwechselproducte des thätigen Muskels auf die nervösen Centra des Herzens und der Blutgefässe. Diese letztere Wirkung hat wahrscheinlich den Hauptantheil an der Vermehrung der Pulsfrequenz. Die auf demselben Wege vermittelte mächtige Verstärkung des Athmens muss durch stärkere Aspiration von Blut aus dem Venensystem und durch Erleichterung der Lungenpassage auf den Blutstrom fördernd einwirken. Man sieht, dass unter dieser Mannigfaltigkeit von Wirkungen sich sowohl solche finden, welche nach unseren Erfahrungen geeignet sind, die Zahl der Blutkörperchen herabzusetzen, wie solche, welche sie erhöhen können. Zu den letzteren gehört die Verengung vieler Blutbahnen auf vasomotorischem Wege, welche bei sensibler Reizung curarisirter Thiere und bei normalen schon vor der wirklichen Muskelthätigkeit den Blutdruck in die Höhe treibt; ferner die verstärkte Aspiration von Venenblut, welche die entgegengesetzte Wirkung haben dürfte, wie die von uns experimentell studirte Steigerung des Venendrucks. Die Begünstigung der Filtration durch den erhöhten Druck in den Capillaren wirkt in demselben Sinne. Dagegen wird das Blut verdünnt durch den vermehrten Zufluss von Lymphe. Der erhöhte Blutdruck muss diejenigen Capillargebiete, deren Zuflusswege keine Verengung erfahren haben, ausweiten; diese Capillaren werden dadurch reicher an Blutkörperchen, deren Zahl in den grossen Stämmen entsprechend abnehmen wird.

Wir versuchten zunächst aus diesem Complex von Wirkungen die Effecte der sensiblen Reizung und der willkürlichen Innerva-

---

1) Humilewski, Archiv für (Anatomie und) Physiologie 1886, p. 126.

tion auszuschalten. Zu diesem Behuf wurde das Rückenmark unterhalb des Abgangs der hauptsächlichsten Gefässnerven durchschnitten und dann durch electrische Reizung der hinteren Extremitäten Muskelarbeit erzielt. Dabei wurde Sorge getragen, dass keinerlei Zerrung des Vorderthieres durch die Muskelthätigkeit stattfand.

Versuch XXV (vom 11. 2. 86). Kaninchen von 1720 gr. Rückenmark am 8. Brustwirbel in Aether-Narcose durchschnitten, dabei etwa 2 gr Blutverlust. An jeden Hinterfuss wird eine breite Metallplatte als Electrode angelegt; zwischen Electrode und Haut kommt ein grosser mit 3% ClNa-Lösung getränkter Schwamm.

11 h 28.	2 Stunden nach der Rückenmarksdurchschneidung:	
	I Blutprobe	4 575 000.
11 h 33—38.	Viermal je 20 Secunden dauernder Tetanus der Hinterextremitäten; deutliche Verstärkung der Athmung.	
11 h 38.	II	5 000 000.
	Das Ohr war hyperämisch geworden, aus der geöffneten Vene floss sehr reichlich helles Blut.	
11 h 58.	III	5 185 000.
12 h 30.	IV	4 500 000.
12 h 33—39.	Intermittirender Tetanus wie vorher.	
12 h 39.	V	5 280 000.
12 h 45.	VI	5 200 000.
1 h 43.	VII	4 532 000.
2 h 42.	VIII	4 520 000.
	Das Thier wird weiter beobachtet. Die Rückgratswunde eitert in den nächsten Tagen.	
13. 2.	IX	4 500 000.
17. 2.	X	4 652 000.
	XI	4 680 000.
18. 2.		
11 h 15.	XII	4 120 000.
	Alles wird zum Tetanisiren in früherer Weise vorbereitet.	
11 h 48.	XIII	4 128 000.
11 h 50—55.	Intermittirender Tetanus, viel schwächer als am 11/2.	
11 h 55.	XIV	4 532 000.
12 h 6.	XV	4 200 000.

Es werden jetzt beide Füsse mit dem einen Pol des Schlittenapparates verbunden, die andere Electrode als breite Schwammplatte auf die untere Lendenwirbelsäule gelegt. Der Tetanus ist kräftiger als vorher.

12 h 19—22.	Etwa alle 15 Secunden kurzer Tetanus.	
12 h 22.	XVI	4 425 000.
1 h 8.	XVII	4 136 000.

7h 0. XVIII . . . . 4 125 000.

20. 2.

11h 35. XIX . . . . 3 900 000.

12h 14—19. Intermittirender Tetanus; an jedem Fuss eine Electrode; bei noch andauerndem Tetanus

XX . . . . 4 800 000.

12h 45. XXI . . . . 3 840 000.

22. 2. Das Kaninchen wiegt nur noch 1370 gr, hat also 20% seines Körpergewichts verloren. Es wird eine Canüle in die linke Art. femoralis gelegt und 5 ccm Blut zur Haemoglobinbestimmung entnommen. Gleichzeitig

11h 0. XXII . . . . 3 600 000.

11h 15—20. Tetanus wie früher. Gleich darauf wieder 5 ccm Blut aus der Femoralis entnommen und

XXIII . . . . 4 200 000.

Die Farbenprüfung ergab in dem Blute, welches nach dem Tetanus genommen war, ein Plus von 10% Haemoglobin. Der Unterschied im Haemoglobingehalt erscheint also etwas geringer, als der in der Blutkörperchenzahl.

Versuch XXVI vom 26. 2. 86. Kaninchen von 2150 gr.

10h 45 ist das Rückenmark in der Höhe der 9. Rippe in Aethernarcose nicht ganz vollständig durchschnitten.

11h 31. I r. = ... 4 686 000, w. = 8140.

11h 55. II r. = ... 4 950 000, w. = 8920.

Eine stehen gebliebene Brücke des Rückenmarks wird durchschnitten.

12h 48. III r. = ... 4 920 000, w. = 8600.

12h 56—1h 0 Tetanus; zum Schluss desselben

IV r. = ... 5 790 000, w. = 7000.

2h 40. V r = ... 4 565 000.

1. 3.

11h 25. VI r. = ... 4 600 000, w. = 10710.

11h 33—37 Tetanus; gleich darauf

VII r. = ... 4 985 000, w. = 7590.

Jetzt wird eine Canüle in die linke Art. femoralis eingelegt und Blutdruckmessung vorbereitet.

12h 54—1h 23 wird der Blutdruck continuirlich gemessen. Der Ruhewerth schwankt zwischen 5,8 und 6,2; jede Unruhe des Vorderthieres, jede leichte sensible Reizung, auch wenn sie nicht von Muskelaction gefolgt ist, steigert den Druck auf 7, 8, 9, 10 cm. Die electrische Reizung der hinteren Extremitäten hat dagegen einen viel geringeren Einfluss; in einigen Fällen geht der Blutdruck nicht merklich in die Höhe, in anderen geht die Steigerung bis 7,5 in maximo, um sofort weiter zu wachsen, wenn Unruhe des Vorderthieres bemerkbar wird.

1h 21. Nach Beendigung eines 2 Minuten langen Tetanus

VIII . . . . 4 850 000.

2h 15. Entnahme von 2ccm Blut zur Farbenprobe; gleichzeitig
IX . . . . 4 680 000.

2h 30—35. Sehr schwacher Tetanus. Darauf
X . . . . 4 700 000.

Wieder 2ccm Blut entnommen

Die Farbenproben zeigen keinen Unterschied, entsprechend dem Constantbleiben der Blutkörperchenzahl.

3. 3. Dasselbe Kaninchen 1570gr wiegend, hat 27% seines Körpergewichts verloren.
XI . . . . 4 320 000, w. = 7720.

Versuch XXVII. Hund von 9200gr Gewicht. Beide vagi und laryngei, sowie Rückenmark zwischen 5–6 Brustwirbel in Chloroformnarkose durchschnitten; Canüle in Art. femoralis.

10h. Operation beendet.

Es werden 3 Aderlässe von je 20ccm gemacht.

1h. I. Aderlass 4 204 000

3h—3h 3. Intermittirender kräftiger Tetanus. Zu Ende desselben
II. Aderlass . . . . 5 015 000.

4h 30. Bei voller Ruhe des Thieres
III. Aderlass . . . . 3 687 000.

Vorstehende Versuche zeigen, dass die mit nur minimaler Blutdruck-Erhöhung einhergehende Tetanisirung der hinteren Körperhälfte die Blutkörperchenzahl constant, wenn auch um wechselnde Werthe, in die Höhe treibt. Als Ursache haben wir nächst der Gefäss-Contraction in dem direct gereizten Gebiete der hinteren Körperhälfte wohl noch die Beförderung des Venenstroms durch die regelmässig sehr verstärkte Athmung anzusehen. An eine nennenswerthe Verstärkung der Filtration kann wohl bei der geringen Blutdruck-Erhöhung kaum gedacht werden.

Wir wenden uns jetzt zu den Folgen der Muskelthätigkeit bei normalem Thier. Bei diesen Versuchen haben wir, um eine einigermassen objective Kenntniss der Stärke der Muskelarbeit zu haben, vielfach vor und nach dem Hetzen die Körpertemperatur gemessen, deren Steigerung ja der Intensität der Arbeit entsprechen dürfte.

Versuch XXVIII. Kaninchen von 1780 gr.

Zeit	Temperatur	Rothe Blutkörperchen	Weisse Blutkörperchen	Zustand des Thieres
11h30	39.3	6 000 000	6500	Ruhe
12	40.7	5 700 000	7900	Gehetzt
12.35	39.4	5 850 000	7400	Ruhe
2.40		6 000 000	6430	Ruhe

Versuch XXIX. Kaninchen von 2400 gr.

Zeit	Temperatur	Rothe Blutkörperchen	Weisse Blutkörperchen	Zustand des Thieres	
10h45	39.0	5 840 000	6820	Ruhe	
11	40.0	5 690 000	8600	Gehetzt	
12.0	39.0	6 045 000		Ruhe	
12.25	40.1	5 646 000	8550	Gehetzt	
1.22	39.4				
2.45		5 776 000	6980	Ruhe	
Versuch XXX. Kaninchen von 1520 gr. Thier sehr träge, nur zu geringen Muskelanstrengungen zu bewegen.					
11h20	39,3	5 580 000	6500	Ruhe	
11.32	39,5	5 570 000	8400	Gehetzt	
12.1	39,05	5 180 000	8570	Gehetzt	
12.40	39,15	5 600 000		Ruhe	
Versuch XXXI. Weibliches Kaninchen von 2040 gr.					
10h24	39,2	5 460 000	7000	Ruhe	
11.3	39,7	5 326 000	8500	Gehetzt	
11.50	39,1	5 474 000	7530	Ruhe	
Versuch XXXII. Kaninchen beim Einfangen im Stalle kurze Zeit gehetzt, gleich darnach:					
11h45	39,7	5 760 000	10930		
12.15	39,1	5 660 000	10600	Ruhe	
12.46	39,8	5 500 000	11700	Gehetzt	
1.2		5 670 000		Ruhe	
Versuch XXXIII. Kaninchen mit leichter Parese der hinteren Extremitäten, aus unbekannter Ursache.					
11h30	39,2	5 505 000	6800	Ruhe	
11.53	39,15	5 625 000	8330	$1^1/_2$ Minuten gehetzt	
12.25	39,0	5 470 000	7200	Ruhe	
12.45	39,6	5 300 000	8920	4 Minuten gehetzt	
2.50		5 460 000	8660	Ruhe	
Versuch XXXIV. Kaninchen.					
11h15	39,7	5 760 000	6570	Kurz gehetzt	
12.5	39,5	5 510 000	6430	Ruhe	
12.20	39,75	6 300 000	10620	1 Minute gehetzt	
12.35		5 730 000	6920	Ruhe	
12.45	39,6	5 610 000	8510	5 Minuten gehetzt	Das Thier liess sich passiv stossen, machte sehr wenige Muskelbewegungen.
1.50		5 415 000	6780	Ruhe	
Versuch XXXV. Kaninchen.					
10h45	40,0	6 000 000	7750	1 Minute gehetzt	
12	39,4	5 800 000	8450	Ruhe	

Im Gegensatz zu der regelmässigen starken Zunahme der Blutkörperchenzahl beim Tetanus des gelähmten hinteren Körperabschnittes sehen wir hier nur eine sehr geringe und ihrer Richtung nach wechselnde Wirkung der willkürlichen Muskelthätigkeit.

Es müssen also compensatorische Einrichtungen bestehen. Wir möchten hier zunächst an die Arbeiten von Gaskell u. A. erinnern, welche eine Erweiterung der Gefässe in den thätigen Muskeln, vermittelt durch vasomotorische Nerven, lehren. Diese Erweiterung tendirt natürlich auf Herabsetzung der Blutkörperchenzahl. Wenn wir unsere hierfür vielleicht zu kleine Zahl von Beobachtungen betrachten, möchten wir glauben, dass die Zeitdauer der Anstrengung einen wesentlichen Einfluss hat, derart, dass im Beginn die Blutkörperchenzahl erhöht ist und erst nach einigen Minuten die Abnahme beginnt. Die weissen Blutkörperchen ändern sich hier durchgehends im umgekehrten Sinne, wie die rothen. Bei der electrischen Reizung der gelähmten Hintertheile sehen wir die rothen steigen, die weissen abnehmen; beim Hetzen des intacten Thieres ist meist das Umgekehrte der Fall. Dies scheint uns ein neuer Beweis dafür zu sein, dass die mechanischen Bedingungen für die Dichte der Blutkörperchen in den kleinsten Gefässen eine grössere Rolle spielen, als Eintritt und Austritt von Flüssigkeit in die Blutbahn, da letzteres Moment die Zahl der weissen und rothen Blutkörperchen in gleichem Sinne ändern müsste.

Capitel VII.

Aenderung der Blutkörperchenzahl im Fieber.

Alle bisher von uns gesammelten Erfahrungen zeigen mit Entschiedenheit, dass jede Aenderung der Kreislaufsmechanik auf die Blutkörperchenzahl von Einfluss ist. Es muss daher fast als selbstverständlich erscheinen, dass das Fieber mit den mächtigen Störungen der Circulation, welche es im Gefolge hat, erhebliche Aenderungen der Blutkörperchenzahl bewirken wird. In den mit verbreitetem Gefässkrampf einhergehenden Perioden (Frost-Stadium) dürfen wir Aenderungen in entgegengesetzter Richtung erwarten, als in den Perioden mit erweiterten peripheren Gefässen. Die zahlreichen von den Schülern Alexander Schmidt's und von Anderen vorgenommenen Zählungen entheben uns der Noth-

wendigkeit, eigene Versuche in grösserer Zahl anzustellen. Es kam uns nur des directen Vergleiches wegen darauf an, bei demselben Versuchsthier, welches fast zu allen unseren anderen Versuchen gedient hat, beim Kaninchen auch einige Fieberversuche zu machen.

Wir benutzten zur Erzeugung des Fiebers sterilisirte Heujauche, welche rasch und sicher nach subcutaner Einspritzung von 2—4 ccm ein 12—24 Stunden anhaltendes typisches Fieber erzeugt [1]).

Versuch XXXVI vom 29. 6. 86. Weibliches Kaninchen von 2210 gr. Gestern ergab dreimalige Messung eine Temperatur von 39,4—39,5° C.

Heute:

7 h 15.	39,4° C.	
11 h 4.	39,4°.	
1 h 30.	Subcutane Injection von 4 ccm Jauche.	
1 h 35.	Blutprobe I r. = ...	5 900 000.
2 h 3.	Temp. 40,3°.	
2 h 42.	II = ...	6 195 000.
2 h 51.	Temp. 40,7°.	
3 h 45.	„ 41,1°.	
3 h 50.	III = ...	5 162 000.
4 h 45.	Temp. 41,3°.	
9 h 15.	„ 40,1.	
30. 6. 86.		
7 h Vm.	Temp. 40,0.	
10 h 30.	„ 39,6. Gewicht 2090 gr.	
1 h.	IV	5 516 000.

Versuch XXXVII vom 5. 7. 86. Das Kaninchen, welches am 1. 7. zur Injection sterilisirter ClNa-Lösung benutzt war (vergl. p. 321), zeigte in den folgenden Tagen normale Temperatur.

11 h 55.	Temp. 39,6.	
11 h 58.	I r = ...	5 133 000, w. = 6070
12 h 17.	Injection von 4 ccm Heujauche.	
12 h 42.	Temp. 39,65° C.	
1 h.	„ 40,2.	
1 h 5.	II r. = ...	4 808 000, w. = 6960.
	Die Ohren werden kalt und anämisch.	

1) Die von den Dorpater Forschern zur Fiebererzeugung benutzte directe Injection von Faulflüssigkeiten ins Blut ist, wie die Durchsicht der betreffenden Arbeiten lehrt, in ihrer Wirkung auf die Temperatur viel unsicherer, scheint aber stärkere Schwankungen der Blutkörperchenzahl, besonders für die weissen, zu erzeugen. Diese letztere Wirkung hängt wohl zum Theil mit Embolien und Erzeugung von Thrombosen zusammen.

1 h 45. Temp. 40,5°. Noch immer kalte Ohren.
2 h 34. „ 40,4. Ohren heiss.
2 h 39. III r. = ... 4 956 000, w. = 6820.
2 h 58. Noch 2 ccm Heujauche injicirt. Ohren wieder kalt.
3 h 54. Temp. 40,7°. Ohren abwechselnd heiss und kalt.
4 h 58. IV r. = ... 4 897 000, w. = 7010.
5 h 4. Temp. 40,6°.
6 h 15. „ 40,2.

6. 7.

7 h. 40,3.
10 h 30. 39,8.
11 h 15. 39,5. V r. = ... 5 146 000, w. = 6130.
Nachher werden zur Controlle 4 ccm destill. Wasser injicirt; die höchste darnach gemessene Temperatur ist 39,9° C.

Versuch XXXVIII vom 15. 7. 86. Kaninchen 1770 gr.

7 h. Temp. 39,4° C.
10 h 45. 39,1. I r. = ... 4 838 000, w. 8500.
10 h 48. Injection von 3 ccm Heujauche.
11 h 12. Temp. 39,9.
11 h 25. II . . . . 5 133 000, w. = 7430.
11 h 26. Temp. 40,1.
12 h 17. III . . . . 4 301 000, w. = 7600.
12 h 19. Temp. 40,4.
1 h 30. IV . . . . 4 287 000, w. = 8760.
1 h 40. Temp. 41,0.
3 h 30. „ 41,0.
4 h 45. V . . . . 3 687 000, w. = 9140.
6 h 20. Temp. = 40,3.
8 h. Temp. = 40,4.
VI . . . . 4 012 000, w. = 8210.

16. 7.

7 h. Temp. 39,7.
11 h 40. „ 39,3.
VII . . . . 4 808 000, w. = 8730.

Die wenigen vorstehenden Versuche genügen zum Beweise, dass beim uncomplicirten Fieber die Schwankungen der Blutkörperchenzahl nicht grösser sind, als in den anderen von uns studirten Eingriffen, welche den Gefässtonus in ähnlicher Weise wie das Fieber beeinflussen.

Capitel VIII.

Einfluss der Fesselung und der Narcose auf die Blutkörperchenzahl.

Die in diesem Capitel zu verwerthenden Zahlen sind bereits früher bei Gelegenheit der Versuche, zu denen die Fesselung, bez. die Narcose der Thiere die Einleitung bildete, mitgetheilt worden.

In Bezug auf die Fesselung stimmen unsere Befunde mit dem überein, was v. Lesser über Aenderung des Hämoglobin-Gehalts ermittelt hat. Nur bei langer Fesselung haben wir regelmässiger, als dieser Forscher, einen starken Abfall der Blutkörperchenzahl gefunden.

Die Narcose wirkt ausnahmslos in diesem Sinne, wie dies nach dem früher Mitgetheilten von einem Eingriff, der die Blutgefässe erschlafft und den Blutdruck herabsetzt, zu erwarten war. Man wird auch hierfür genügende Belege in den früheren Capiteln finden. Wir wollen dieselben nur durch zwei noch nicht mitgetheilte Versuche vermehren.

Versuch XXXIX.

9h 53. Bei intactem Kaninchen

I . . . . 5 750 000.

In Aethernarkose wird das Rückenmark ohne Verletzung desselben und ohne Blutung freigelegt. Nachdem sich das Thier vollkommen erholt

11h 18. II . . . . 5 400 000.

11h 26—32. Tiefe Aethernarkose ohne Aufbinden.

11h 32. III . . . . 5 000 000.

Das Thier stirbt gleich nach der Durchschneidung des Rückenmarks.

Versuch XXXX. Kaninchen von 1800 gr.

11h 3. Bei ruhigem Sitzen

I . . . . 5 100 000, w. = 6890.

11h 15—51. Tiefe Narkose, während deren der 7. Halswirbel ohne Blutung freigelegt wird.

11h 37. II . . . . w. = 6660.

11h 51. III r. = ... 4 752 000, w. = 6000.

Tod des Thieres.

Versuch XXXXI zeigt den Effect des Aufbindens besonders prägnant. Zu anderen Zwecken wurde ein Theil der grossen Nervenstämme am Hals durchschnitten, bei welcher Gelegenheit wir uns auch überzeugten, dass wechselnde Weite des zur Probenahme benutzten Ohrgefässes einflusslos ist.

Kaninchen von 1320gr.

10h 25.	Thier kommt aus der Kälte, Ohrgefässe maximal contrahirt. Sämmtliche Proben werden aus dem rechten Ohr entnommen.	
	I	5 385 000.
10h 30—12h 10.	Thier aufgebunden.	
11h 20.	Der rechte Sympathicus ist freigelegt.	
	II	4 700 000.
	(Sehr starke Verminderung in Folge des Aufbindens).	
11h 24.	Rechter Sympathicus durchschnitten, sofort starke Hyperämie des rechten Ohres.	
11h 26.	III	4 685 000.
11h 47.	Linker Sympathicus, Vagus und Recurrens durchschnitten.	
12h 5.	IV	4 125 000.
12h 10.	Thier abgebunden und in einen erwärmten Raum gesetzt.	
12h 45.	V	4 758 000.
17. 12.	Dasselbe Kaninchen, freisitzend.	
10h 35.	VI	5 267 000.
	Gleich darauf Thier aufgebunden, Nähte aus der Halswunde entfernt.	
10h 58.	VII	4 542 000.
	Gleich nachher Thier abgebunden.	
12h 8.	IX	5 232 000.

Wir fassen nunmehr die Ergebnisse unserer Studien in folgenden Sätzen zusammen:

1) Die Zahl der Blutkörperchen in der Volumen-Einheit der Flüssigkeit ist in allen grösseren Gefässstämmen zu gleicher Zeit nicht nachweisbar verschieden.

Die Capillaren sind ärmer an Blutkörperchen, als die grossen Stämme und ihr relativer Gehalt an denselben wechselt mit ihrer Weite und der Geschwindigkeit der Strömung in ihnen. Demgemäss werden alle Einwirkungen, welche Weite und Strömung in grösseren Capillargebieten ändern, Einfluss auf die Zahl der Blutkörperchen zunächst in den betroffenen Capillaren, indirect in den grossen Stämmen ausüben. Wir lernten als derartig wirksame Factoren die Durchschneidung und Reizung des Rückenmarkes, die Vagusreizung, die Erhöhung des venösen Druckes, die Muskelthätigkeit und das Fieber kennen. Neben den Strömungsverhältnissen in den Capillaren haben die schon von früheren Autoren berücksichtigten Aenderungen der Menge der Blutflüssigkeit durch Eintritt in und Austritt aus den Capillaren eine hervorragende Bedeutung.

2) Die Filtration und Resorption von Flüssigkeit sind, wie unsere Versuche mit Einspritzung von physiol. Kochsalzlösung beweisen, relativ langsam wirkende Processe und können deshalb nicht, wie Regéczy will, allein genügen, um die Constanz des Blutdruckes nach Aderlässen und Transfusionen zu erklären. Rasche Zunahme oder Abnahme der Blutflüssigkeit kommt nur dann zu Stande, wenn der Gehalt des Blutes an Salzen oder anderen diffusionsfähigen Stoffen geändert wird. In diesem Falle wirkt nicht Filtration, sondern Osmose. Letztere lässt das Blutvolumen abnehmen, wenn, wie in den Versuchen von Regéczy, reines Wasser in das Blut gebracht wurde; sie lässt es zunehmen, wenn grössere Salzmengen, wie in den Versuchen von Klikowitsch, oder grössere Zuckermengen, wie in denen von Brasol in dasselbe gelangen.

Eigene Versuche, welche wir in den nachfolgenden Studien über die Ernährung des Fötus mittheilen werden, bringen neue Beweise für die Schnelligkeit dieser osmotischen Processe.

3) Die besprochenen Momente genügen zur Erklärung der Schwankungen, welche wir in physiologischen und pathologischen Processen in der Zahl der Blutkörperchen beobachten.

Alle Schlüsse, welche man aus diesen Schwankungen auf Neuerzeugung, bez. Zugrundegehen dieser Formbestandtheile gemacht hat, sowie die daran geknüpften weiteren Consequenzen in Bezug auf die Fiebertheorie sind demgemäss unerwiesen.

(Aus dem thierphysiologischen Laboratorium der landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin.)

Weitere Untersuchungen zur Physiologie des Säugethier-Fötus.

Von

J. Cohnstein und **N. Zuntz.**

Abschnitt I.

Der arterielle Blutdruck vor und nach der Geburt.

In unserer Untersuchung über Blut, Kreislauf und Athmung des Säugethierfötus [1]) äusserten wir Zweifel gegen die Richtigkeit der, namentlich von B. Schultze vertretenen und ausführlich motivirten Annahme, dass der arterielle Blutdruck beim Neugeborenen erheblich niedriger sei, als beim Fötus. Wir begründeten diese Zweifel durch die von uns experimentell sicher gestellte Thatsache, dass der Druck in den Arterien des Ungeborenen bei normaler Placentarcirculation auffallend niedrig ist, verglichen mit den bei älteren Thieren beobachteten Werthen. Wir erwähnten ferner die Thatsache, dass der Zuwachs an Blut, welcher dem Fötus im Momente der Geburt aus der Placenta zu Theil wird, grösser ist, als der gesammte Blutgehalt der Lungen normal athmender Thiere.

Auf Grund dieser Erwägungen konnten wir auch die verbreitete Annahme über die Ursache des Aufhörens des Blutstroms in den Nabelarterien nicht acceptiren. Diese Annahme lautet bekanntlich so, dass die beginnende Action der Lunge den arteriellen Blutdruck so weit herabsetze, dass die Pulsation und Strömung in den Nabelarterien aufhöre. Da wir diese Erklärung nicht billigen konnten, schlossen wir uns jenen an, welche in einer Contraction der Ringmuskulatur der Nabelarterien die wesentliche Ursache der Verengerung und des schliesslichen Unwegsamwerdens dieser Gefässe suchen.

---

1) Pflüger's Archiv, Bd. 34 S. 222.

In einem Anhang zu Preyer's specieller Physiologie des Embryo meint Ziegenspeck[1]), wer, wie wir, behaupte, dass unabhängig von der beginnenden Action der Lunge die fötalen Blutwege activ durch Contraction der Ringmuskulatur sich schliessen, so dass der Nabelschnurpuls aufhört, der müsse annehmen, dass gerade zur Zeit der Geburt derartige Vorgänge sich nach andern Gesetzen vollziehen, als vorher und nachher. Ein gesundes, mit fliessendem Blute gefülltes Gefäss ziehe sich spontan nie so local und so vollständig zusammen, dass es den Kreislauf unterbreche. Der Tonus der Ringmuskelfasern und die Spannung der Flüssigkeit ständen immer in einem gewissen Antagonismus zu einander. Erst am fast leeren Gefäss erhalte die Muskularis die Fähigkeit zu einer derartigen Contraction. Wir können diese letztere Behauptung Ziegenspeck's durch Hinweis auf eine Anzahl bekannter und leicht zu verificirender Beobachtungen zurückweisen. Man lege z. B. bei einem Kaninchen die Art. saphena am Schenkel blos; das Gefäss erscheint im Moment der Freilegung als eine schön pulsirende, ziemlich weite Arterie. Zuweilen genügt schon der Reiz der Abkühlung und des Blosliegens, um das Gefäss sich fast bis zum Verschwinden des Lumens contrahiren zu lassen. Fast immer erreicht man diesen Zweck durch mechanische Insultation des Gefässes, analog jenen Insulten, welche die Nabelgefässe bei der Geburt naturgemäss erleiden. Während dieser Contraction der Art. saphena bleibt der allgemeine Blutdruck auf normaler Höhe, wie wir kaum besonders hervorzuheben brauchen. Das genannte Beispiel würde allein genügen; vielleicht ist aber noch frappanter, was man mikroskopisch an den Arterien der Schwimmhaut des Frosches beobachtet bei directer oder reflectorischer Reizung ihrer Gefässnerven. Man sieht hierbei häufig genug, dass trotz der Blutdrucksteigerung, welche die sensible Reizung herbeiführt, Arterien von 0,05 mm Durchmesser derart von ihren Ringmuskeln eingeschnürt werden, dass auch nicht ein Blutkörperchen durchpassiren kann.

Die von uns angenommene Schliessung der Nabelarterien durch Contraction der Ringmuskulatur ist also keineswegs ohne Analogie im Körper; sie entspricht vielmehr dem Verhalten, welches andere Arterien unter analogen Umständen (Abkühlen, Austrocknen an der Luft, mechanische Insulte) zeigen. Ziegenspeck be-

---

1) Preyer, Specielle Physiologie des Embryo, IV. Lieferung S. 606.

hauptet, indem er sich auf B. Schultze beruft, dass die Nabelarterien ausnahmslos erst nach Abnahme der Blutfülle sich contrahiren. Wir verstehen nicht, wie es möglich ist, diese zeitliche Aufeinanderfolge zu erkennen. Der Beobachter fühlt, resp. sieht doch nur das Engerwerden des Gefässes, hat aber kein Kriterium, um zu unterscheiden, welche der beiden antagonistischen Kräfte, der weitende Blutdruck oder die ihm entgegenstehende Spannung, resp. Contraction der Gefässwand primär verändert sei. Das einzige Kriterium, welches hierzu event. brauchbar wäre, die kräftigere Pulsation central von der verengten Stelle, fällt weg, da die Verengung des Gefässlumens bereits im Nabelring beginnt.

Die bisherigen Beobachtungen beweisen also keineswegs eine Erniedrigung des arteriellen Drucks nach den ersten Athemzügen. Ebensowenig wird aber eine solche Erniedrigung durch die Ueberlegungen von Schultze und Ziegenspeck plausibel gemacht. Leichter verständlich als die etwas schwerfälligen Betrachtungen des letzteren Autors über die Veränderungen des Blutkreislaufs durch die Athmung dürfte folgende Erwägung sein.

Die arterielle Spannung hängt, solange die Weite und Elasticität der Arterien unverändert bleibt, von der in ihnen enthaltenen Blutmenge ab. Solange die Vertheilung des Blutes zwischen Arterien, Venen und Capillaren unverändert bleibt, wird der arterielle Druck sinken, wenn ein Theil des Blutes diesem gesammten System entzogen wird und steigen, wenn neues Blut ihm zugeführt wird. Beides findet nun gleichzeitig zur Zeit der ersten Athemzüge statt.

Die bisher relativ blutleeren Lungen nehmen Blut auf und auch die grossen intrathoracalen Gefässstämme werden in Folge der sich entwickelnden Aspiration des Thorax blutreicher. Dieser Blutentziehung steht eine Blutzufuhr aus der Placenta compensirend gegenüber. Es fragt sich, welches von beiden Momenten überwiegt. Beim Kaninchen haben Heger und Spehl[1]) die gesammte Blutmenge in der inspiratorisch erweiterten Lunge gleich $^1/_{12}$—$^1/_{13}$ des ganzen Körperblutes gefunden. Da die Lunge auch vor der ersten Athmung nicht blutleer war, beträgt die durch Entfaltung der Lungen bewirkte Blutentziehung für den übrigen Kreislauf weniger als $^1/_{13}$ der ganzen Blutmenge. Die neue Zufuhr aus der

1) Heger und Spehl, Archives de biologie II, p. 153—181.

Placenta ist dagegen, wie unsere Messungen (l. c. pag. 193) ergeben haben, wenigstens ebenso gross. Relativ noch bedeutenderen Gewinn an Blut fanden die meisten Autoren beim Menschen [1]), wo der Fötus vom Moment seiner Ausstossung bis zur vollendeten Entleerung des Placentarblutes Gewichtszunahmen von 60—100gr erfuhr; das ist ein Zuwachs von ca. $^1/_3$ des gesammten vorhandenen Blutes. Soviel Blut kann aber unmöglich im Thorax Platz finden.

Der Zuwachs von Blut wird bei Gleichbleiben der übrigen Bedingungen eine Steigerung des arteriellen Drucks veranlassen müssen. Diese übrigen Bedingungen bleiben aber nicht gleich, ändern sich vielmehr derart, dass eine Erhöhung des arteriellen Drucks, auch abgesehen von dem Zuwachs an Blut, zu erwarten wäre. Der, wie wir gesehen haben, sehr hohe venöse Druck beim Fötus sinkt ab, sowie sich die Aspiration des Thorax entwickelt hat. In Folge dessen nimmt die Füllung des Venensystems ab und diese verminderte Füllung muss sich rückwärts bis zu den Capillaren erstrecken. Vorausgesetzt wiederum unveränderte Capacität des Gesammtgefässsystems, resultirt hieraus vermehrte Spannung des Arteriensystems.

Die vorstehenden Deductionen genügen wohl vollständig zur Widerlegung der Argumente, aus welchen Preyer und Ziegenspeck die Verminderung des arteriellen Drucks nach der Geburt folgern. Sie erlauben uns aber keine Schlüsse auf das factische Verhalten dieses Drucks. In Wirklichkeit hat ja das Gefässsystem sehr veränderliche Weite und auch die relative Grösse der einzelnen Abschnitte desselben gegen einander ändert sich mit dem wechselnden Contractionszustand der Gefässmuskulatur. Für das erwachsene Thier wissen wir überdies seit lange durch die Untersuchungen von Worm-Müller, Lesser u. A., dass diese wechselnde Weite der Blutgefässe einen Regulationsmechanismus darstellt, durch dessen Thätigkeit der Blutdruck seine mittlere Höhe trotz erheblichen Wechsels der Blutmenge behauptet; wir haben in dem vorstehenden Aufsatze diese Thatsache gegen die Einwände von Regéczy aufs Neue sichergestellt. In unserer mehrfach citirten Arbeit haben wir u. A. durch die schnelle Wiederherstellung des nach Aderlässen gesunkenen Blutdrucks dargethan, dass dieser Regulationsmechanismus auch schon beim Fötus functionirt.

---

1) l. c. p. 195.

Nach dem vorher Gesagten bedarf es eigens ad hoc angestellter Versuche, wenn wir die Veränderungen des arteriellen Drucks in Folge des Geburtsactes kennen lernen wollen; umsomehr als in der Abkühlung, im Contact mit der atmosphärischen Luft u. s. w. zahlreiche Momente gegeben sind, welche reflectorisch auf die vasomotorischen Apparate in nicht vorauszusehender Weise einwirken dürften.

Zur Untersuchung der Blutdruckänderungen vor und nach der Geburt benutzten wir dasselbe Object, welches uns bei den Studien über den Kreislauf des Ungeborenen so gute Dienste geleistet hatte, den zur Geburt reifen Schaffötus. Einige Versuche, die hier gewonnenen Resultate auch an kleineren Säugethieren zu verificiren, scheiterten an der Schwierigkeit, die kleinen und äusserst contractilen Nabelarterien mit dem Manometer in Verbindung zu setzen, ehe noch ein Athemzug des Fötus erfolgt war. Die Eröffnung des Uterus führt nämlich, wie wir pag. 356 ff. noch ausführlicher darthun werden, bei Kaninchen, Meerschweinchen und Hunden durch partielle Ablösung der Placenta regelmässig zu erheblichen Störungen des Placentarverkehrs. Beim Schaffötus, dessen multiple Placenten über die ganze Innenfläche des Uterus zerstreut sind, fallen diese Störungen fast vollkommen hinweg, wie wir einfach dadurch beweisen können, dass es uns gelang nach Eröffnung des Uterus den Fötus fast beliebig lange lebensfrisch und apnoisch zu erhalten. An diesem so günstigen Objecte wurden die Versuche in der Weise angestellt, dass nach erfolgter Laparotomie und Eröffnung des Uterus, ganz wie in unseren früheren Versuchen, die Nabelschnur unter möglichster Vermeidung von Zerrungen in die Wunde emporgehoben und eine Arterie in der Richtung nach dem Fötus hin mit einer Canüle versehen wurde. Statt der früher verwendeten Magnesiumsulphatlösung benutzten wir in diesen Versuchen Blutegelextract zur Füllung der Leitung zwischen Arteriencanüle und Manometer. Nachdem dann der Blutdruck eine Zeit lang registrirt war, wurde der Fötus extrahirt und seine Apnoë entweder durch Tödten der Mutter, oder durch Ligatur des Nabelstrangs, natürlich mit Ausschluss des zur Messung benutzten Astes, unterbrochen. Nachdem der Blutdruck noch eine Zeit lang bei normaler Athmung des Neugeborenen beobachtet war, wurde auch die zur Messung benutzte Arterie unterbunden. Die Thiere waren meist gleich nachher vollkommen munter und nahmen reichlich Nahrung

aus der Saugflasche. Die Blutdruckbestimmung wurde öfter nach einigen Stunden, unter Benutzung des dann noch pulsirenden Stumpfes der Nabelarterie, wiederholt, häufig auch am andern Tage nach Einbinden der Canüle in eine Art. femoralis.

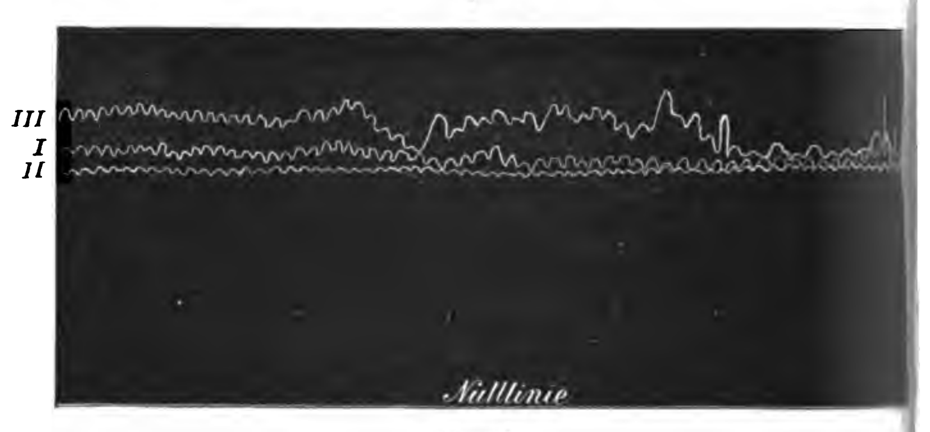
Bei Vergleichung des Blutdruckes in den Nabelarterien eines Thieres — vor und nach der Geburt — sind die Veränderungen sorgfältig zu berücksichtigen, welche die Lage des Nabelringes relativ zum Manometer erfährt. Mit jeder Erhebung und Senkung dieser Stelle ändert sich entsprechend der Nullpunkt der zu messenden Blutdruck-Curve. Wir wollen diese Verhältnisse numerisch an der Hand des bestgelungenen Versuches, desjenigen vom 17. 3. 85 erörtern.

In diesem Falle lag der Nabelring des Fötus während der Registrirung des intrauterinen Druckes etwa 6 cm über der Tischfläche, auf der das Schaf aufgebunden war, und das Niveau des Fruchtwassers im Uterussack reichte noch etwa 5 cm höher. Da der hydrostatische Druck der intrauterinen Flüssigkeit, so hoch diese reicht, dem Druck in der Manometerleitung das Gleichgewicht hält, ist der Nullpunkt des Blutdrucks durch diejenige Stellung der Schreibfeder gegeben, welche eingenommen wird, wenn die Canüle sich im Niveau der intrauterinen Flüssigkeit, d. h. 11 cm über der Unterlage befindet. Nach Extraction des Fötus und Lagerung desselben auf den Bauchdecken der Mutter bestimmt die Höhe des Nabelringes über der festen Unterlage, in diesem Falle gleich 14 cm, die Nulllinie des Blutdrucks. Der Niveaudifferenz von 3 cm Wasser entspricht eine solche von $^{3}/_{13}$ cm = 2,3 mm Hg., an der beide Schenkel des Manometers natürlich gleichen Antheil haben. Die Nulllinie der Curve steht demnach bei extrauteriner Lagerung des Fötus um 1,15 mm höher als bei intrauteriner.

Wir geben zunächst die wichtigsten Daten aus dem Protokoll und den Curvenausmessungen jenes oben citirten Versuchs, unter Hinweis auf Fig I.

Die Operation war 20 Minuten nach dem Aufbinden des Thieres so weit gediehen, dass der Nabelstrang über einen Stab gebrückt in der Bauchwunde vorlag. Fünfzehn Minuten später war eine Canüle in einen secundären Ast der Art. umbilicalis eingebracht, so dass die Registrirung des Blutdrucks beginnen konnte. Die 3 Minuten lang continuirlich fortgesetzte Druckschreibung ergab Schwankungen zwischen einem Minimum von 62 mm und einem Maximum von 70 mm. **Vergl. Fig. I Curve I.** Ein vorüberge-

hendes Ansteigen des Druckes bis auf 104 mm, bedingt durch starkes Pressen der Mutter, hat natürlich für die Beurtheilung der Kreislaufsverhältnisse des Fötus keine Bedeutung.



Figur I.

Es folgte jetzt die Extraction des Fötus, wobei die Canüle aus der Arterie ausglitt und eine kleine, rasch gestillte Blutung eintrat. Unmittelbar nach der Extraction erfolgte ein Athemzug des Fötus, dem nach 30 Sekunden, im Anschluss an eine Bewegung, ein zweiter folgte. Im Laufe der nächsten 12 Minuten, während deren die Canüle aufs neue in die Arterie eingebunden wurde, traten im Ganzen noch 13 Athemzüge ein, meist erzeugt durch absichtlich herbeigeführte stärkere Reizungen des Fötus, wie Kneifen, Abreiben des Gesichts, Anblasen. Einige der Athemzüge erfolgten auch spontan im Anschluss an unmittelbar vorausgegangene stärkere Bewegungen der Extremitäten. Während der nächsten 5 Minuten schwankt der Blutdruck zwischen einem Minimum von 52 mm und einem Maximum von 68 mm. Einige während dieser Zeit erfolgende schwächere Athemzüge haben keinen bemerkbaren Einfluss auf den Blutdruck; ein stärkerer Athemzug bewirkt momentanes Sinken, gefolgt von raschem Steigen des Drucks um wenige Millimeter. **Vergl. Fig. I. Curve II.** Jetzt wird der ganze Nabelstrang peripherisch von der druckschreibenden Arterie unterbunden. Es folgt unmittelbar ein Athemzug und damit Absinken des Blutdrucks, der binnen 4 Sekunden von 62 mm auf 46 mm abfällt. In den folgenden 2 Sekunden steigt der Druck wieder bis 52 mm, um gleich darauf bis 42 mm abzufallen. Er steigt nun treppenförmig bis 66 mm (12 Sekunden nach der Abnabelung), sinkt wieder bis auf 58 mm und steigt unter mehrfachen Schwankungen noch innerhalb der ersten Minute nach der Abnabelung auf 84 mm, sinkt dann wieder bis auf 64 mm. Während bis dahin nur vereinzelte Athemzüge registrirt waren, erfolgt 80 Sekunden nach der Abnabelung eine heftige Bewegung des Fötus mit starkem Niesen, wobei der Druck ein Maximum von 92 mm erreicht, um

bald darauf wieder auf 60 mm zu sinken. Von jetzt ab ist die Athmung regelmässig, und es markiren sich an der Blutdruckcurve respiratorische Wellen, deren Höhe etwa 7 mm beträgt. **Vergl. Fig. I, Curve III.** Der Druck schwankt jetzt zwischen 67 und 79mm; bei einer Bewegung steigt er vorübergehend bis 86 mm. Es wird jetzt noch 9 Minuten lang der Blutdruck registrirt; er bewegt sich meist zwischen 72 und 78 mm, sinkt nur einmal vorübergehend auf 66 mm.

Die Pulsfrequenz betrug vor der Extraction 101 in der M.; nach dem Zustandekommen der regulären Athmung 120.

Das Ergebniss dieses Versuches lässt sich dahin zusammenfassen, dass die ersten Athemzüge zwar in dem Sinne, wie dies B. S. Schultze wollte, ein Absinken des arteriellen Druckes bewirkten, dass dieses Absinken aber nur wenige Sekunden andauert, um dann einer dauernden Drucksteigerung Platz zu machen.

Eine halbe Stunde nach der Abnabelung betrug die im Anus gemessene Temperatur des Fötus 34,9° C. Derselbe wurde in Decken gehüllt und an einen warmen Ort gelagert; nach einer Stunde war seine Temperatur auf 37,7° gestiegen. Er wurde jetzt tracheotomirt und zu Messungen der Athemgrösse und der Erregbarkeit des Athemcentrums durch Kohlensäurezufuhr benutzt, deren Beschreibung nicht hierher gehört, die aber wohl den Effect hatten, das Thier zu ermüden und einigermassen zu schwächen. Fünf Stunden nach der Abnabelung war die Körpertemperatur 36,8° C. Die noch pulsirende Nabelarterie wurde wieder mit Canüle versehen und bei ungefesseltem, frei stehendem Thier der Blutdruck bestimmt. Der Druck erwies sich durch eine Reihe von Minuten sehr gleichmässig, indem er bei ruhigem Verhalten des Thieres zwischen einem Minimum von 56 mm und einem Maximum von 62 mm sich bewegte. Sensible Reizungen, welche Bewegungen zur Folge hatten, liessen das Maximum vorübergehend bis 69 mm ansteigen, das Minimum bis 52 mm sinken. Der Puls war viel frequenter, als unmittelbar nach der Geburt; die Zahlen schwanken zwischen 202 und 225 in der Minute. Im Laufe der Nacht starb das Thier, wahrscheinlich erstickt durch Ansammlung von Schleim in der Trachealcanüle. Das Gewicht betrug 3200 gr, die Länge von der Schnauze bis zur Schwanzwurzel 48 cm, bis zur Schwanzspitze 62 cm. Das Thierchen zeigte alle Zeichen der Reife.

Der folgende Versuch vom 22. 5. 85 zeigt insofern keine normalen Verhältnisse, als der Fötus vor und während der Geburt starke Blutverluste erlitten hat. Von solchen Blutverlusten wissen wir durch unsere früheren Experimente, dass sie den Blutdruck für eine Reihe von Minuten stark herabsetzen. Trotzdem sehen wir den Blutdruck unmittelbar nach Beginn der Athmung nur 4 mm niedriger als vorher; ohne die intercurrente Blutung würde er wohl eine Steigerung erfahren haben. So beweist der Versuch

wenigstens mit Sicherheit, dass ein erhebliches Absinken durch die ersten Athemzüge nicht erfolgt.

Hochträchtiges Schaf, aufgebunden 10h45; 11h5 Bauchschnitt, gleichzeitig Präparation der Carotis sinistra und Einlegen einer Canüle in dieselbe.

11h 22. Uterus eröffnet; beim Herausholen der Nabelschnur Blutung aus verletzten Cotyledonen.

11h 33,5. Canüle in eine Nabelarterie eingebunden, u. z. in einen secundären Ast.

11h 36. Vordrängen von Eingeweiden, unbedeutende Blutung.

11h 42—45. Aufschreiben des Blutdrucks bei normal intrauterin gelagertem Foetus.

11h 45. Eingehen in den Uterus Behufs Extraction des Fötus, wobei eine Blutung wahrscheinlich aus verletzten Cotyledonen erfolgt. Die Grösse des Blutverlustes, welche der Fötus hierbei erlitten, lässt sich nicht taxiren.

Von 12h7—12h40 wird etwa alle 2 Minuten das Uhrwerk in Gang gesetzt und der Blutdruck für kurze Zeit registrirt. Die während der Stillstände gezeichneten Striche ergeben das Maximum und Minimum des Druckes während derselben. Vergl. die Tabelle pag 351.

Zeitweilig zeigt der Blutdruck ausser den Pulswellen Senkungen und Erhebungen innerhalb längerer Perioden, welche, wie die gleichzeitige Zählung der Athmung ergiebt, mit dieser zusammenfallen.

12h19 saugt der Fötus kräftig Milch aus einer Flasche. Das Saugen hat keinen merklichen Einfluss auf den Blutdruck.

Mehrfach beobachtetes Niesen und kräftige Bewegungen des Fötus haben nur ganz flüchtige Schwankungen des Blutdrucks im Gefolge.

12h 40. Fötus wird abgenabelt.

Temperatur im After des Fötus = 38,7° C.

Gewicht 3720 gr. Die Pulsation im Nabelschnurrest war noch 4 Stunden nach der Abnabelung deutlich fühlbar, am anderen Morgen verschwunden.

Der Fötus läuft kräftig umher, nimmt reichlich Milch aus der Saugflasche.

Am anderen Tage 11 Uhr zeigt er eine Körpertemperatur von 38,2°. Respiration 44 in der Min. Es wird ihm die linke Art. femoralis blossgelegt und der Blutdruck registrirt.

Die Messungen an beiden Tagen ergaben folgende Werthe:

Zeit	Blutdruck Max.	Blutdruck Min.	Blutdruck Mittel	Pulsfreqenz Max.	Pulsfreqenz Min.	Pulsfreqenz Mittel	Bemerkungen.
11h42—45	44,8	39,6	42,2			100	Fötus in normaler Lage im Uterus. 11h49 Fötus wird herausgehoben, athmet, bewegt sich. 11h51 Verbluten der Mutter aus der Art. carotis beginnt.
11.52—57	41.5	34,85	38,2			128	11h57 Tod der Mutter,
11.57—12h5	42.4	35,3	38,8			138	11h59 Fötus hebt den Kopf, Athemnoth; 12h1 Fötus niest.
12h5 —7	43,3	28,8	36,1				Fötus saugt am Finger.
12.7 —9	45,2	28,8	37,0			140	
12.9 —13	44,3	32,7	38,5			158	
12.13—15	42,3	32,7	37,5			140	
12.15—17	42,3	29,8	36,0				Saugen von Milch.
12.17—19	47,1	30,8	39				In der $^1/_2$ Minute 38 Respirationswellen.
12.19—20	44,6	41	43				
12.20—22	43,1	39,6	41,3				
12.22—24	48,1	36,5	42,3				
12.24—26	44,2	37,5	40,8				
12.26—28	48,1	37,5	42,8				
12.28—30	40,4	35,6	38,0				
12.30—32	49	34,6	41,8				
12.32—34	41,3	32,7	37,0				
12.34—36	44,2	34,6	39,4				
12.36—38	45,2	26,0	35,6				
12.38—40	43,3	32,7	38				
Am folgenden Tage	72,0	64,8	68,4	164	146	155	46 Respirationen pr. 1 Minute.

Versuch. Ende April. 85.

Auch dieser Versuch ist insofern nicht ganz rein, als beim Eingehen in den Uterus behufs Extraction des Kopfes, wobei eine Erweiterung der Wunde nothwendig wurde, starke Blutung eintrat, von der nicht festgestellt werden konnte, wie weit die mütterlichen, wie weit die fötalen Gefässe betheiligt waren. Mit dieser Blutung mag es in Zusammenhang stehen, dass gleich nach Extraction des Kopfes starke Athembewegungen erfolgten. Auch die auffallend niedrige Pulsfrequenz dürfte darin ihre Erklärung finden; ebenso wie das Absinken des Blutdrucks gegen Ende des Versuchs.

Bei Angabe der Mittelwerthe einer Periode wurden brüsque Schwankungen von sehr kurzer Dauer unberücksichtigt gelassen.

Die wesentlichen Daten zeigt Figur II und folgende Tabelle.

Zeit.	Blutdruck Max.	Blutdruck Min.	Blutdruck Mittel	Pulsfr. p. 1 Min.	Bemerkungen.
1 h 6.40—7.0	3,8	3,5	3,6	—	Blutdruck in einem secundären Aste der Nabelvene.
16.35—17.50	5,2	3,6	4,4	117	Blutdruck in der Nabelarterie bei normaler intrauteriner Lagerung des Fötus. Vergl. Curve I.
17.50—18.26	7,8	3,8	4,6	97	Eingehen in den Uterus; starker Blutverlust beim Einschneiden desselben.
18.26—20.14	9,6	4,0	5,4	100	Extraction des Kopfes.
20.14—20.56	8,2	6,0	7,1	105	Kopf frei, vor Eintritt der ersten Athembewegung.
20.56—21.03	7,4	6,0	6.7	94 (?)	Erste starke Inspiration. (Vergl. Curve II.)
21.03—22.43	8,0	5,4	6,7	112	Einzelne forcirte Athmungen des Fötus.
22.43—23.53	7,2	4,9	6,1	106	Verblutung der Mutter aus beiden, vor Beginn des Versuchs präparirten Carotiden.
23.53—24.11	8,0	5,6	6,8	97	Krämpfe des Fötus.
24.11—24.50	—	—	—	—	Extraction des Fötus.
24.50—27.56	8,0	3,0	6,5	79	Extrauterine Athmung bei erhaltener Placentarcirculation. (Vergl. Curve III.)
27.56	—	—	—	—	Unterbindung des Nabelstrangs.
27.56—29.04	6,0	3,8	—	73	Der Druck sinkt nach Unterbindung des Nabelstrangs langsam und stetig ab, unter gleichzeitiger Abnahme der Pulsfrequenz.
29.04—30.48	4,6	2,4	—	56	



Figur 2.

Der Fötus lebte noch kurze Zeit nach der Beendigung des Versuchs und ging dann zu Grunde. Die Fortdauer der, beim Eingehen behufs Extraction des Kopfes veranlassten Blutung dürfte Ursache des Todes und des, denselben einleitenden allmäligen Absinkens von Blutdruck und Pulsfrequenz gewesen sein. Mit Sicherheit liess sich die Grösse des Blutverlustes nicht feststellen, da jedenfalls auch eine Blutung aus mütterlichen Gefässen statt hatte.

Für unsere Frage bleibt der Versuch immerhin bedeutungsvoll. Der mittlere Blutdruck, welcher vor Beginn der Athmung zwischen 4,4 und 4,6 cm geschwankt hatte, betrug nach Eintritt derselben trotz der Blutung 6,1 bis 6,7 cm. Erst später sank er in Folge der Blutverluste allmälig ab.

Versuch. 27. 2. und 28. 2. 85.

Die Operation begann in der üblichen Weise 1 h 55 Mittags.

2 h 22 begann die Druckschreibung an einem secundären Ast der Nabelarterie.

2 h 25. Extraction des Kopfes. Vollkommene Apnoë.

2 h 38. Vollkommene Extraction und Lagerung auf dem Bauche der Mutter; Nabel 4 cm über der intrauterinen Nulllinie. Fortdauer der Apnoë.

2 h 40. Ligatur des Nabelstrangs. Alsbaldiger Beginn der Athmung.

3 h Beendigung der Blutdruckmessung.

3 h 25. Temperatur des Fötus 38,3° C.; Gewicht 2860 gr; Länge von der Schnauze bis zur Schwanzwurzel 48 cm.

Der Fall unterscheidet sich von den bisher mitgetheilten dadurch, dass bis zum Moment der Abnabelung keine einzige Athembewegung erfolgt war. Es hatte demgemäss vor der Ligatur des Nabelstrangs noch nicht die normale Aspiration von Placentarblut stattgefunden und ebenso fehlte die, bei normaler Geburt diese Aspiration unterstützende Contraction des Uterus. Folge dieser Umstände ist ein leichtes Absinken des Blutdrucks nach der Abnabelung, welches noch am nächsten Tage nachweisbar ist.

Die wichtigsten Zahlen sind:

1. Intrauterin gelagerter Fötus

Max.: 7,5; Min. 6,4; Mittel: **6,9.**

2. Extrauterin gelagerter Fötus bei fortdauernder Apnoë

Max.: 8,5 (bei Reizung des Fötus); Min.: 5,2; Mittel: **6,5.**

(Bei diesem Mittelwerthe sind die Perioden der Reizung des Fötus unberücksichtigt gelassen).

3. Nach der Abnabelung Max.: 6,6; Min.: 5,4; Mittel: **5,8.**

Das Neugeborene nahm vielfach Nahrung aus der Saugflasche, erschien vollkommen munter. Nach 24 Stunden war die Körpertemperatur 39,8° C. Es wurde jetzt die Art. femoralis freigelegt und abermals der Blutdruck und

... verschiedener Reize auf dessen Höhe registrirt. Die Druck... ...gab für die einzelnen Zeitperioden des 2. Tages folgende W...

Zeit.	Blutdruck			Pulsfr. in d. Min.	Bemerkungen.
	Max.	Min.	Mittel		
1h13. —13.40	6,9	6,4	6,75	171	Ruhe.
13.40—13.47	7,2	6,4	—	163	Bewegung.
13.47—13.51	7,7	6,2	—	—	Meckern.
13.51—14.7	7,0	6,4	6,7	169	Ruhe.
14.7 —14.19	8,2	6,6	—	150	Bewegung.
14.19—14.51	7,1	6,2	6,65	163	Ruhe (fast vollkommen).
14.51—15.11	8,3	6,4	—	141	Stärkere Unruhe.
15.11—15.47	6,6	4,4	6,4	147	Das Minimum entspricht einer jähen, flüchtigen Drucksenkung in Folge einer tiefen, von Muskelzucken begleiteten Inspiration.
15.47—19.0	7,2	6,0	—	—	Stillstand der Trommel.
19.0 —22.0	6,6	5,5	6,05	164	Ruhe, Respirationsfrequenz 38 p. M.
22,0 —26,0	6,8	5,8	6,3	175	Ruhe, Resp. 35 p. Min.
26,0 —34,0	8,4	4,7	—	—	Stillstand; wiederholte Unruhe.

Die Messung wurde noch weitere 16 Minuten fortgesetzt und wiederholt auf Einwirkung sensibler Reize rasch vorübergehende stärkere Druckschwankungen beobachtet. Einen besonders lang dauernden Effect, wiederholte starke Erhebungen und Senkungen des Druckes, hatte die Einführung des Thermometers in den Mastdarm zur Folge.

Das Mittel der Ruhewerthe ist 6,47 cm, d. h. der Druck ist nahezu derselbe wie er vor 24 Stunden, vor Eintritt der Athembewegungen, beobachtet wurde.

Für den Leser, der von den vorstehenden Versuchs-Protokollen Einsicht genommen hat, bedarf es nicht vieler Worte zum Beweise, dass unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn der Fötus kein Blut bei der Geburt verliert und wenn er vor Durchtrennung der Nabelschnur kräftige Inspirationen ausführt und dadurch in normaler Weise das Placentarblut aspirirt, die ersten Athembewegungen den arteriellen Blutdruck, wenn auch nur in geringem Maasse, doch deutlich erhöhen. Mit diesem Beweise ist auch die Nothwendigkeit eines directen Verschlusses der Nabelarterie gegeben. Die Ringmuskulatur der-

selben, das müssen wir trotz Preyer und Ziegenspeck auch ferner aufrecht erhalten, überwindet den arteriellen Blutdruck allmälig derart, dass die Nabelarterie für Blut undurchgängig wird [1]).

Abschnitt II.

Ueber die Ursachen der Apnoë des Fötus und des ersten Athemzuges beim Neugeborenen.

Der Uebergang von dem unthätigen Zustande der Athemmuskulatur zur regelmässigen rhythmischen Thätigkeit, wie er sich im Anschluss an den Geburtsact vollzieht, ist von jeher und wiederum in den letzten Jahren Gegenstand zahlreicher Besprechungen und experimenteller Untersuchungen gewesen. Die Erscheinungen interessiren gleich sehr den Physiologen wie den Gynäkologen: den ersteren wegen der theoretischen Bedeutung, welche sie im Zusammenhang mit der Frage nach dem Zustandekommen und der Regulation der Athmung überhaupt besitzen; den letzteren, weil die Gefahren des Geburtsactes für den Fötus zum grossen Theil durch vorzeitiges oder nicht rechtzeitig einsetzendes Athmen herbeigeführt werden. Die therapeutischen Maassnahmen in diesen, schleunigste Hilfe erfordernden Zuständen werden zum Theil durch die theoretischen Anschauungen über die Ursachen der beginnenden Athmung und daran anschliessend der Asphyxie beeinflusst.

---

1) Wir verweisen noch auf die Arbeit von Strawinski (Ueber den Bau der Nabelgefässe und ihren Verschluss nach der Geburt, Wiener Acad. Sitzungsberichte 70 III, 1874 p. 85). Derselbe weist mikroskopisch nach, dass eine enorme Ring- und Längsmuskulatur der Nabelarterien besteht und zeigt in Uebereinstimmung mit früheren Beobachtern, dass sich nur im intraabdominalen Theile der Arterie ein ganz dünner Thrombus bildet, der nur sehr selten sich durch den Nabelring nach aussen fortsetzt. Von den 3 Momenten, welche er als mögliche Ursachen der Contraction der Arterien anführt, möchten wir dem Sinken der Temperatur des Nabelstranges schon deshalb eine hervorragende Bedeutung beimessen, weil der nicht unterbundene Nabelstrang im warmen Wasser zu bluten wieder anfängt.

Eine Geschichte der Theorien über die Ursache des ersten Athemzuges können wir uns ersparen, da dieselbe in den bekannten Werken von Schwartz und B. S. Schultze und jüngst noch in der speciellen Physiologie des Embryo von Preyer ausführlich genug gegeben wurde.

Die bishergiltige, hauptsächlich durch Schwartz und Schultze vertretene Auffassung ist von Preyer bekämpft worden, indem er auf Grund experimenteller Studien dazu gelangte, die Hautreize als das entscheidende Moment für das Zustandekommen der Athmung zu betrachten. Als Resultat seiner Experimente behauptet Preyer, dass bei intacter Placentarcirculation und Respiration durch Hautreize Lungenathmung ausgelöst werde, und dass bei Störung der ersteren die Athmung nicht durch die Circulationsstörung allein in Gang komme, sondern immer und wesentlich die Mitwirkung von Hautreizen erfordere.

Insofern dürfte wohl diese Theorie unwiderleglich sein, als man kaum je im Stande sein wird, das absolute Fehlen jeden Reizes zu behaupten, wenigstens wenn man so weit geht wie Preyer, schon die Berührung des Fötuskörpers mit der Uteruswand als einen Hautreiz anzusprechen. Denjenigen Beobachtern, welche gesehen haben, dass Föten mit normal erhaltener Reflexerregbarkeit auf Hautreize nicht mit Athembewegungen reagirten, wird Preyer entgegenhalten, dass diese Reize nicht stark genug gewesen seien. Und so ist seine Position eine dialectisch fast nicht anzugreifende. Anders liegt die Sache, wenn man das Athemcentrum nicht erregbar für Hautreize nennt, sobald es auf Reize, wie sie zur Belebung Asphyctischer in der Praxis gewöhnlich angewandt werden, — etwa Kneifen der Haut, Kitzeln in Nase und Schlund, Abkühlung durch Verbringen des Fötus an die Luft und Bespritzen desselben mit kaltem Wasser — nicht reagirt. Man wird auch zugeben müssen, dass in dieser Frage das wenn auch seltene Ausbleiben der Athembewegungen nach kräftigen Reizen mehr Bedeutung hat, als die positiven Beobachtungen. Bei den letzteren ist nämlich der Nachweis zu fordern, dass die Placentarcirculation wirklich intact gewesen sei; eine Forderung, die wohl niemals vollkommen befriedigt werden kann. Bei den von Preyer benutzten Objecten, Meerschweinchen, Kaninchen, ist eine Eröffnung des Uterus ohne Schädigung der Placentarcirculation kaum denkbar. Schon der Wegfall der Spannung des Uterus beim Er-

öffnen desselben dürfte eine theilweise Loslösung der Placenta oder wenigstens eine Verengung der Blutbahnen im mütterlichen Theile derselben herbeiführen[1]).

Viel günstiger liegen die Verhältnisse bei dem Objecte, welches wir schon früher bei unseren Untersuchungen über den fötalen Kreislauf benutzt haben, dem Schaf. Hier sind die zahlreichen Cotyledonen ziemlich gleichmässig über die Innenwand des Uterus vertheilt. Es kann deshalb eine nennenswerthe Verschiebung der Uteruswandung gegen die aufsitzenden Cotyledonen bei der Eröffnung nicht Statt finden; um so weniger, als auch die Füllung des Uterus eine viel weniger pralle ist, als bei jenen kleinen Säugethieren. Man bemerkt dies daran, dass bei Eröffnung der Uterushöhle meist nur sehr wenig Fruchtwasser ausfliesst. So erklärt es sich, dass wir beim Schaffötus, der durch Laparotomie extrahirt, aber noch in ungestörtem Zusammenhang mit den Placenten belassen war, die Unerregbarkeit des Athemcentrums durch Hautreize **unzweifelhaft** constatiren konnten.

Der fragliche Versuch wurde am 27. 2. 85 angestellt. Die dabei ausgeführten Messungen des Blutdruckes gehören nicht hierher, sie bedingten nur, dass erst längere Zeit nach Eröffnung des Uterus der Fötus extrahirt wurde. Zunächst wurde nur die Schnauze und ein Theil des Vorderkörpers an die Luft gebracht. Kneifen, Stechen, Reizen des Schlundes und der Nasenschleimhaut lösten keine Inspiration aus. Hierauf wurde das Thier ganz aus dem Uterus extrahirt und auf dem Bauche der Mutter, unter sorgfältiger Vermeidung jeder Zerrung an der Nabelschnur, gelagert. Auch jetzt hatten die mehrere Minuten fortgesetzten Reizungen, denen wir noch Lufteinblasungen mittelst eines Blasebalges in die Nase zufügten, keine Athembewegung zur Folge. Die vorgenannten Reizungen bewirkten vielfache motorische Reflexe. Das Neugeborene saugte am Finger und biss, wenn der Finger tiefer in den Schlund eingeführt wurde. Nicht regelmässig folgten den Reizen Reflexbewegungen, dagegen traten häufiger spontan kräftige Bewegungen auf, welche zu Lageveränderungen des Fötus führten. Die Schleimhäute zeigten normale Rothfärbung, keine Spur von Cyanose. Fast

1) Vergl. Schwartz, Hirndruck und Hautreize in ihrer Wirkung auf den Fötus, Archiv f. Gynaekol., Bd. I p. 361. — Runge, Zeitschrift für Geb. u. Gynaekol. Bd. VI p. 395.

unmittelbar nach Unterbindung der Nabelschnur erfolgte der erste Athemzug und dann bald regelmässige Athembewegungen ohne jedes Rasseln. Der Fötus blieb am Leben. Dass er reif war, bewies das Gewicht von 2860 gr, die Länge von 48 cm, die Entwicklung des Wollkleides und die energische Nahrungsaufnahme. Er nahm beim ersten Tränken etwa eine Stunde nach der Abnabelung 60 gr Milch auf.

Wir hatten hier also einen normal apnoischen Fötus unter den Händen, der durch keinerlei Hautreize, sofort aber durch Abschneidung der Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes Seitens der Nabelschnur zur Athmung gebracht wurde [1]).

Wie vorher schon erwähnt, müssen wir bei der Schwierigkeit des Nachweises intacter Placentarcirculation einem derartigen Versuche mehr Werth beilegen, als denen Preyer's, da die Beweiskraft der letzteren auf der Voraussetzung beruht, dass die Placentarcirculation intact geblieben sei. Wie schwer dies zu beweisen sei, haben wir oben schon gesagt. Preyer glaubt allerdings bei seinen Versuchen ein Kriterium der intacten Placentarcirculation in der hellrothen Farbe des Nabelvenenblutes zu besitzen [2]).

Auch wir glaubten Anfangs diesem Argumente grossen Werth

1) Vorstehender Versuch und die sich daran anknüpfenden Betrachtungen wurden in der Sitzung der Berliner physiol. Gesellschaft vom 30. Octbr. 1885 mitgetheilt. In der Sitzung der Soc. de biologie vom 16. Januar 1886 sprach Eugène Dupuy über die Ursache des ersten Athemzuges beim Fötus. Er schliesst aus dem Eintreten von Athembewegungen des im Liquor Amnii befindlichen Fötus in Folge von Compression der mütterlichen Trachea auf die wesentliche Bedeutung der Kohlensäure als Erreger des ersten Athemzuges. Thermische und mechanische Reize blieben auf die noch innerhalb des Amnionsackes gelagerten Föten unwirksam, so lange die Nabelgefässe frei waren. Zwei Minuten nach Verschluss der letzteren traten sowohl spontan als reflectorisch auf Reiz Athembewegungen auf. Dupuy bestätigt also an anderen Objecten unsere Resultate. Das Wesentliche seines Befundes hat übrigens schon früher Zweifel und der eine von uns (Pflüger's Archiv, Bd. 14. p. 612) mitgetheilt.

2) Schon Runge hat gegen die Beweiskraft dieses Befundes Bedenken geltend gemacht. Er hebt (l. c. p. 400) hervor, dass hellrothe Farbe des Nabelvenenblutes auch bestehen bleibe, wenn man die Vene durch zwei Ligaturen verschliesse und folgert hieraus, dass die helle Farbe der Nabelvene kein Beweis ausreichender Sauerstoffversorgung des Foetus sei.

beilegen zu müssen und haben deshalb eine grössere Reihe von Versuchen angestellt, um die Richtigkeit der Angabe, dass bei hellrothem Nabelvenenblut schon geringfügige Reize Athembewegung auslösen, zu controlliren. Wir konnten, ganz wie Preyer, häufig bei heller Scharlachröthe des Nabelvenenblutes durch sehr geringfügige Hautreize Athembewegungen auslösen, ja wir sahen unter solchen Umständen häufig sogar spontane Inspirationen. Dagegen machten wir öfter die Beobachtung, dass bei **mässig venöser** Farbe des Nabelvenenblutes selbst starke Reize keine Athembewegung auslösten, trotzdem die Föten in höchstem Grade erregbar waren und auf jeden Reiz mit starken Reflexen antworteten. Mehrmals beobachteten wir, dass dem ersten auf Hautreize oder auch scheinbar spontan erfolgenden Athemzuge ein Hellerwerden der Nabelvene voranging. Das Zusammentreffen beider Erscheinungen war ein so auffallendes, dass man an einen Zufall nicht wohl denken konnte. In consequenter Verfolgung der Argumentation Preyer's hätte man aus dieser Beobachtung schliessen müssen, dass reichlichere Sauerstoff-Versorgung den Fötus zu Athembewegungen anrege.

Ein solcher Schluss wäre aber in unversöhnlichem Widerspruch mit wohl constatirten Thatsachen. Wo wir eine Beeinflussung der Athmung durch den Sauerstoffgehalt des Blutes beobachten, ist es immer ein Minus an Sauerstoff, welches den Athemreiz steigert. In der That aber dürfen wir aus dem grösseren Sauerstoffgehalt des Nabelvenenblutes gar nicht den Schluss auf bessere Versorgung des Fötus mit Sauerstoff machen.

Die Versorgung des Athemcentrums mit Sauerstoff wird ja nicht nur durch den Gehalt des Blutes an diesem Gase, sondern auch durch die Menge des durchströmenden Blutes bedingt. Wir wissen, dass Verlangsamung des Blutstroms im Schädel, auch wenn das Blut normal arterialisirt ist, Athemnoth macht[1]).

So könnte das mit dem Hellerwerden des Nabelblutes auftretende gesteigerte Athembedürfniss durch Abnahme der Kreislaufsenergie beim Fötus erzeugt sein. Es könnte aber auch einseitig die Circulation im Placentargebiet herabgesetzt sein. Dann

1) Vergl. in der vorstehenden Abhandlung von Geppert und Zuntz p. 30 die Versuche über die Einwirkung des Verschlusses der Carotiden auf die Athemgrösse.

würde die geringere Menge sauerstoffreichen Nabelvenenblutes sich im rechten Herzen mit einer grösseren Menge Körpervenenblutes mischen und so ein sauerstoffärmeres Blut in die Kopfarterien eintreten als vorher.

Die Verlangsamung des Kreislaufs, welche wir aus der Erregung des Athemcentrums erschliessen, steht aber auch in ursächlicher Beziehung zu der besseren Sauerstoffsättigung des Nabelvenenblutes. Das erkennt man sofort, wenn man die Bedingungen der Gasdiffusion in der Placenta analysirt. Wir fühlen uns um so mehr veranlasst auf diesen Punkt näher einzugehen, trotzdem das Wesentliche schon von B. S. Schultze (Der Scheintod etc. p. 66 ff.) klar und richtig dargestellt wurde, weil selbst in der jüngsten, von Preyer herrührenden Darstellung dieses Gegenstandes eine gewisse Unklarheit herrscht.

Es beruht die Diffusion des Sauerstoffs bekanntlich auf der Dissociation des Oxyhämoglobins. Bei Körpertemperatur giebt diese Verbindung stetig Sauerstoff an die umgebende Flüssigkeit ab, so lange der Sauerstoffgehalt dieser unter einer gewissen Grenze (Dissociations-Spannung) bleibt. Diese Grenze liegt um so höher, je näher das Oxyhämoglobin seiner Sättigung ist. Umgekehrt nimmt Hämoglobin aus seiner sauerstoffhaltigen Umgebung so lange Sauerstoff auf, bis die Dissociations-Spannung der entstandenen Verbindung mit dem Sauerstoffgehalt der Umgebung sich im Gleichgewicht befindet.

Nun ist im Blute der fötalen Nabelarterie das Hämoglobin nur zum kleinen Theile mit Sauerstoff verbunden, in dem der mütterlichen Arterien dagegen nahezu gesättigt. Das geht aus der Farbe wie aus der Analyse dieser Blutarten hervor. Entsprechend der vollkommeneren Sättigung des Hämoglobins herrscht im Plasma des mütterlichen Blutes eine höhere Sauerstoffspannung als in dem der Nabelarterie[1]).

Den Diffusionsgesetzen folgend, wandert aber der Sauerstoff von dem Orte grösserer zum Orte geringerer Dichte; d. h. vom mütterlichen Plasma zum fötalen. Es vermindert sich so stetig die Dichte des Sauerstoffs im Plasma des mütterlichen Blutes; sie

1) Diese Thatsache hat auch Wiener (Archiv f. Gynaekol. Bd. 23 p. 210) sehr richtig gegen Preyer hervorgehoben.

erhöht sich im fötalen. Das dadurch gestörte Gleichgewicht der Gastensionen bedingt neue Sauerstoffabgabe Seitens des Hämoglobins an das mütterliche Plasma, Aufnahme von Sauerstoff in das Hämoglobin der Fötusblutkörperchen aus dem zugehörigen, reicher an Sauerstoff gewordenen Plasma. Wenn sich die Blutschichten ruhend lange genug gegenüberstehen würden, müsste auf diesem Wege schliesslich ein Gleichgewichtszustand der Art resultiren, dass fötales und mütterliches Plasma gleichen Sauerstoffgehalt, die zugehörigen Blutkörperchen die diesem Sauerstoffgehalt entsprechende unvollkommene Sättigung auf beiden Seiten darbieten würden.

Denken wir uns nun, um den factischen Verhältnissen näher zu kommen, zunächst noch das fötale Blut ruhend, das mütterliche aber rasch strömend, dann wird nach einiger Zeit das fötale Blut denselben Grad von Sauerstoffsättigung erlangt haben, wie er im arteriellen der Mutter besteht. Diese absolute Ausgleichung wird in Wirklichkeit, da auch das Blut des Fötus stetig wechselt, niemals erfolgen können. Das Nabelvenenblut des Fötus muss aus doppeltem Grunde hinter der Sauerstoffsättigung in den mütterlichen Arterien zurückbleiben. Erstens ist die Menge des circulirenden fötalen Blutes nicht verschwindend klein gegen die Menge des mütterlichen, welches in die Placenta eintritt. Das letztere verarmt daher durch die Diffusion in merklicher Weise an Sauerstoff und das fötale Blut kann im günstigsten Falle nur mit diesem sauerstoffärmeren, die Placenta verlassenden mütterlichen Blute ausgeglichen sein. Zweitens aber kann auch diese Ausgleichung keine vollkommene sein: so kurz auch der Weg von den mütterlichen Blutkörperchen durch Plasma, Gefässwände und fötales Plasma zu den Blutkörperchen des Fötus sein mag, er ist immerhin nicht unmerklich gegenüber der Geschwindigkeit, mit der die Diffusion im Inneren von Flüssigkeiten sich vollzieht. Aus diesen beiden Gründen wird die Sauerstoffsättigung des fötalen Nabelvenenblutes stets hinter der des mütterlichen Arterienblutes zurückbleiben. Der Unterschied muss wachsen in dem Maasse, wie die Stromgeschwindigkeit des fötalen Blutes in der Placenta zunimmt und abnehmen in dem Maasse, wie die des mütterlichen zunimmt, vorausgesetzt, dass der Sauerstoffgehalt, mit dem beide in die Placenta eintreten, unverändert derselbe bleibt. Der Zusammenhang zwischen Farbe des Nabelvenenblutes und seiner Strö-

mungsgeschwindigkeit ist nunmehr klar. Die hellere Farbe deutet ceteris paribus auf Verlangsamung der Circulation.

Es ist nicht schwer, die Richtigkeit dieser Deductionen experimentell zu erhärten. Wir machten zu diesem Behufe eine erste Versuchsreihe mit theilweiser Abklemmung der Nabelarterien. Dieser Eingriff hatte ausnahmslos Hellerwerden der Nabelvene zur Folge. Der Versuch konnte bei demselben Fötus mehrfach wiederholt werden. Die helle Farbe überdauerte die Compression meist um einige Secunden.

Die gleiche Farbenveränderung konnten wir mehrmals, wenn auch nicht mit derselben Constanz, durch starkes Drücken des Hinterkopfes eines Fötus erzielen. Die gleichzeitige Beobachtung der Pulsationen der Nabelarterie liess eine bedeutende Verlangsamung derselben erkennen. Der Kopfdruck hatte offenbar Vagusreizung zur Folge, und diese verlangsamte die Circulation soweit, dass das Nabelvenenblut hellroth werden konnte. Einmal beobachteten wir bei einem Meerschweinchen mit eintretender Asphyxie und dadurch bedingter starker Verlangsamung der Pulse Hellerwerden der Nabelvene. Auch unvollkommene Compression der Nabelvene hatte den gleichen Effect, aber auch hier trat derselbe nicht so constant wie nach Arteriencompression auf. Der Grund dürfte darin zu suchen sein, dass die starke Blutstauung in der Placenta auch die Circulation des mütterlichen Blutes erschwerte und dadurch den Effect der verlangsamten fötalen Circulation theilweise compensirte.

Hierher wäre auch noch eine Beobachtung zu rechnen, welche wir bei unseren Untersuchungen über Athmung und Circulation d. Fötus (Pflüger's Archiv, Bd. 34, p. 211) mitgetheilt, damals aber nicht richtig gedeutet haben. Es heisst dort in dem Protokolle von Versuch 3 (Schaffötus): „die Nabelschnur ist kurz und wird daher momentan durch Zerrung etwas comprimirt; die Störung gleicht sich jedoch bald wieder aus, wie die schön hellrothe Färbung der Vene neben der dunklen Arterie beweist“. Auf Grund unserer jetzigen besseren Erkenntniss müssen wir sagen, dass dieses Farbenverhältniss die Fortdauer eines mässigen Grades von Compression der Nabelgefässe darthut, und dieser Auffassung entspricht es, dass die Stromgeschwindigkeit (l. c. p. 224) in diesem Versuch etwa 4mal geringer mit Hilfe der Stromuhr gefunden

wurde, als in den beiden anderen Versuchen, bei welchen diese auffallend helle Farbe des Venenblutes nicht beobachtet wurde.

Preyer's Beweis, dass seine auf Hautreize athmenden Säugethier-Embryonen intacte Placentarathmung gehabt hätten, hat sich durch unsere Analyse in das Gegentheil verkehrt. Die von ihm beobachteten Föten reagirten auf Hautreize durch Athembewegungen, weil schon die Beschaffenheit ihres Blutes dazu disponirte. Den Beweis, dass ohne diese Blutbeschaffenheit Hautreize keine Athembewegung bewirken, liefert unsere Beobachtung am Schaffötus, welche durch mehrere analoge Befunde bei Meerschweinchen und Kaninchen, auf welche wir aber nicht gleiches Gewicht legen wollen, unterstützt wird. Es bleiben demgemäss von Preyer's Beweisen nur die am Hühnchen erhobenen Befunde übrig. (Spec. Phys. d. Embr. p. 571 ff.) Diese haben wir nicht controllirt. Aber auch wenn wir ihre Richtigkeit zugeben, müssen wir entschieden bestreiten, dass sie Rückschlüsse auf das Säugethier gestatten. Die Lebensbedingungen des Hühnchens im Ei sind während der letzten Bruttage wesentlich andere, als die des Säugethieres im Mutterleibe. Der Kopf des Hühnchens befindet sich nicht in Flüssigkeit, sondern in einem Luftraume, sodass Athembewegungen ohne nachtheilige Folge für den Fötus möglich sind. Es wird uns also auch nicht wundern, wenn hier vorzeitige Athemzüge nicht in demselben Grade erschwert sind, als beim Säugethiere.

Auch unsere Beobachtungen bestätigen, was schon vielfach hervorgehoben wurde, dass dieselbe Beschaffenheit des Blutes, welche beim erwachsenen Thiere energische Athembewegungen auslösen würde, beim Fötus die Apnoë noch nicht unterbricht. Ehe man über den Kohlensäuregehalt des fötalen Blutes Aufschlüsse hatte, wäre der Gedanke zulässig gewesen, dass trotz der Sauerstoffarmuth des Blutes die Athmung deshalb nicht zu Stande komme, weil die reizende Kohlensäure beim Fötus in zu geringer Menge vorhanden sei. Nachdem aber unsere Analysen (conf. Pflüger's Archiv, Bd. 34, p. 230) ergeben haben, dass sich im Blute des Fötus ebensoviel Kohlensäure wie in dem erwachsener Thiere findet, bleibt nur die Annahme, dass das Athemcentrum des Fötus an Erregbarkeit erheblich hinter dem des geborenen Thieres zurücksteht.

Von der Grösse dieses Unterschiedes in der Erregbarkeit giebt uns übrigens der Vergleich des Nabelvenenblutes mit dem Arterienblut Luft athmender Thiere noch keine richtige Vorstellung. In

die Medulla oblongata des Fötus gelangt eine Mischung des Nabelvenenblutes mit unbekannten Mengen venösen Blutes aus sämmtlichen Provinzen des Körpers. An einer vollständigen Mischung des Blutes aus den hinteren Extremitäten und aus den Baucheingeweiden mit dem Nabelvenenblut ist wohl nicht zu zweifeln. Das venöse Blut der oberen Körperhälfte könnte, wie dies Brücke u. A. angenommen haben, im Herzen eine besondere Schicht bilden und der Hauptmasse nach aus dem rechten Ventrikel durch den Ductus Botalli in die Aorta descendens gelangen. Aber auch wenn dies der Fall wäre, was keinesfalls sicher bewiesen ist, müssten dem Inhalt der Carotis grosse Mengen venösen Blutes beigemischt sein. Um über den Grad der Venosität dieses Blutes etwas präcisere Vorstellungen zu gewinnen, verglichen wir die Farbe des Carotisblutes mit der des Blutes der Nabelgefässe und der Arter. cruralis.

Es ist leicht bei einem im Wasserbade blossgelegten Fötus in wenigen Secunden mit halbstumpfen Instrumenten die Gefässe sichtbar zu machen. Der Vergleich wird aber sehr erschwert durch die ungleiche Wandstärke. Wir mussten deshalb zur Eröffnung der Gefässe unsere Zuflucht nehmen und beobachteten das ausfliessende Blut entweder ohne weiteres, oder indem wir es in Glascapillaren aufsaugten. Hierbei blieben die Föten, wenigstens bis zum Anschneiden der Carotis, mit dem Kopfe unter Wasser.

Nur so viel können wir als sicheres Ergebniss dieser Beobachtungen mittheilen, dass das Blut der Carotis, besonders in den Fällen mit scharlachrothem Nabelvenenblut, erheblich dunkler ist als dieses.

Wenn das Blut nur durch seinen Gasgehalt auf die Thätigkeit des Athemcentrums einwirkte, wäre nicht zu bezweifeln, dass die Erregbarkeit dieses Centrums beim Fötus wesentlich geringer sei, als beim erwachsenen Thier. Es haben aber die Untersuchungen, welche der eine von uns mit Geppert ausgeführt hat, gezeigt, dass diese Einwirkung mehr noch als durch den Gasgehalt, durch gewisse unbekannte Stoffe bedingt wird, welche bei der Muskelthätigkeit in grossen Mengen entstehen und nach Beendigung derselben allmälig wieder verschwinden. Ein Blut, welchem diese Stoffe fehlen, würde bei gleichem Gasgehalt sehr viel schwächer die Athmung anregen.

Es ist kaum zu bezweifeln, dass die charakterisirten Erreger

der Athmung im Körper des Fötus nur in minimalen Mengen gebildet werden, weil er nur äusserst geringe Muskelthätigkeit entfaltet. Die Muskeln des geborenen Thieres sind, auch wenn es scheinbar ruht, in ziemlich starker Thätigkeit. Schon die Erhaltung der normalen Körperposition erfordert solche. Die Grösse dieser Muskelleistungen des scheinbar ruhenden Thieres ergiebt sich aus dem Sinken des Stoffwechsels nach Lähmung der Muskelinnervation. Vergiftung mit Curare, ebenso hohe Durchschneidung des Rückenmarks vermindert den Sauerstoffverbrauch um beinahe 35 %. Das ist der Antheil der jetzt ausgeschalteten Muskelthätigkeit. Jede, auch scheinbar unbedeutende willkürliche Bewegung des Körpers steigert den Sauerstoffverbrauch erheblich, wie namentlich Speck in zahlreichen Versuchen bewiesen hat. Beim Fötus fällt die zur Fixation des Körpers dienende Muskelspannung aus. Er befindet sich in einem Medium, dessen specif. Gewicht dem seinen fast gleich ist, so dass er in jeder Stellung sich in Ruhelage befindet, jeder Wechsel der Lage fast ohne Anstrengung erfolgt. Bei fehlendem Widerstand ist aber die Muskelthätigkeit mit sehr geringem Stoffverbrauch, also auch mit geringer Bildung der characteristischen Stoffwechselproducte verbunden.

Wie gering der Stoffverbrauch bei solchen Bewegungen ist, welche minimalen Widerstand finden, kann man bei Messung des Sauerstoffverbrauchs curarisirter Thiere im Stadium der nachlassenden Curarewirkung beobachten. In diesem Stadium sieht man die unter Wasser versenkten, locker gefesselten Thiere die Extremitäten ziemlich häufig bewegen, ohne dass diese Bewegungen eine irgend nachweisbare Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs zur Folge hätten. Diesen Bewegungen analog verhalten sich die des Fötus im Fruchtwasser.

Ein grosser Theil der continuirlichen Muskelthätigkeit dient der Wärmeproduction behufs Erhaltung der constanten Körpertemperatur. Dieser Antheil fällt beim Fötus, welcher sich beständig im Wasser befindet, dessen Temperatur der seinigen nahezu gleich ist, fort.

Es unterliegt nach dem Gesagten keinem Zweifel, dass der aus dem Muskelstoffwechsel resultirende Reiz für das Athemcentrum beim Fötus in geringerer Menge als nach der Geburt gebildet werde. Er könnte aber dem fötalen Blute durch Diffusion aus

dem mütterlichen beigemengt werden. Diese Möglichkeit entzieht sich vorläufig unserer Prüfung.

Wir können aber auf einem anderen Wege der Frage näher treten, ob beim Fötus das Athemcentrum eine geringere Erregbarkeit besitzt. Eine solche geringere Erregbarkeit würde schwerlich im Momente der Geburt mit einem Schlage verschwinden, und wir hätten so in der Vergleichung der Erregbarkeit des Athemcentrums neugeborener und älterer Thiere einen brauchbaren Anhalt. Wie aber sollten wir die Erregbarkeit des Athemcentrums prüfen? Die Leistung, d. h. also die Athemgrösse ist Funktion zweier Unbekannten, der Erregbarkeit und der Grösse der einwirkenden Reize. Die Grösse dieser Reize entzieht sich unserer Schätzung; dagegen ist es möglich zu den vorhandenen einen neuen Reiz von messbarer Grösse hinzuzufügen und die Wirkung dieses Reizes zu beobachten. Die wechselnde Wirkung bei gleichbleibendem Reizzuwachs wird im Wesentlichen durch die wechselnde Erregbarkeit des Centrums bedingt sein und also Rückschlüsse auf diese gestatten. Als Reiz von abstufbarer Grösse bietet sich uns die CO_2, welche man in beliebigen Mengen der Inspirationsluft beimengen kann.

Wir führten den eben skizzirten Plan in der Weise aus, dass wir die tracheotomirten Thiere durch leicht spielende Darmventile athmen und die Exspirationsluft durch eine empfindliche Gasuhr gehen liessen. Durchschnittsproben der exspirirten Luft wurden analysirt. Dem Inspirationsventil wurde die CO_2 in gleichmässigem schwachem Strome aus einem der käuflichen, mit dem verflüssigten Gase gefüllten Cylinder zugeführt. Ihre Menge ergab sich aus der Analyse der Exspirationsluft. Die Zufuhr wurde nach der Wirkung auf die Athmung geregelt. Wir erstrebten im ersten Versuch einer jeden Reihe eine Steigerung der Athemgrösse um etwa $^1/_3$; die hiernach bemessene Stärke des CO_2-Stroms wurde dann meist in den folgenden Versuchen der Reihe unverändert beibehalten. Das Nähere der Versuchstechnik findet der Leser in der vorstehenden Abhandlung von Geppert und Zuntz, p. 196—198.

Die meisten einschlägigen Versuche wurden an Lämmern, einige an neugeborenen Hunden angestellt. Die Versuchsthiere waren meist ungefesselt, in willkürlich gewählter Stellung. Sorgfältig wurde darauf geachtet, dass keine Zerrung der Trachea stattfand.

Tabelle I.

Einwirkung der Einathmung von CO_2 auf die Athemgrösse bei Lämmern.

Zeit. absolut.	Zeit. nach der Geburt.	Athemgrösse p. K. ohne CO_2.	Athemgrösse p. K. mit CO_2.	Procent. Zuwachs der Athemgrösse.	Procentisch. Zuwachs der CO_2 in der Exspirationsluft.	Procentisch. Zuwachs der Athemgrösse für 1% CO_2.
17. 3. 2h55	4 Stunden	243	339	39	2,50	15,6
31. 3. 12.43	$4^3/_4$ "	179	355	98	1,81	54,1 *)
31. 3. 1.10	$5^1/_4$ "	167	202	21	1,33	15,0
31. 3. 6.24	$10^1/_4$ "	241	296	23	1,93	11,9
31. 3. 7.4	11 "	210	245	17	1,93 (taxirt)	8,8
6. 4. 1h7	7 Tage	227	316	39	0,66 (taxirt)	59
6. 4. 1.37	"	234	298	27	0,66	40,5
6. 4. 2.20	"	223	400	80	1,1	72,7
6. 4. 3.	"	204	321	57	1,47	38,8
6. 4. 3.20	"	198	361	32	1,29	24,8
10. 4. 2.40	11 Tage	297	444	50	0,54	92,6

Tabelle II.

Einwirkung der Einathmung von CO_2 auf die Athemgrösse bei Hündchen.

1. 5. 2h10	ca. 8 Stund.	972	1452	49	8,62	5,7
1. 5. Ab. 9.20	" 15 "	283	729	158	5,32	29,6
6. 5. 10.40	" 5 Tage	345	724	110	0,97	113,4
11.40	" " "	329	443	35	1,21	28,9

Tab. I ergiebt die Resultate bei den Lämmern, Tab. II die bei den Hunden. Die in Col. 3 für die Athemgrösse ohne CO_2 angegebene Zahl ist immer das Mittel aus je einer längeren Beobachtungsreihe vor und nach dem Einleiten von CO_2. Um den in Col. 6 angegebenen procentischen Zuwachs der CO_2 in der Exspirationsluft zu finden, nahmen wir das Mittel aus dem procentischen CO_2-Gehalt vor und nach Einleiten der CO_2 und subtrahirten es von dem während dieses Einleitens gefundenen Werth. Die

*) Während des Versuchs Unruhe, sodass die Probenahme während einer Minute unterbrochen wurde.

Zahl in Col. 7 ist durch Division von 6 in 5 entstanden. Sie ist direct zur Beantwortung der vorliegenden Frage verwerthbar, denn sie drückt die Reaction des Athemcentrums auf einen constanten Reizzuwachs (1 % CO_2) aus.

Das Ergebniss der Versuche ist ein unzweideutiges. Die Erregbarkeit des Athemcentrums für den Reiz der CO_2 ist am ersten Tage nach der Geburt sehr viel geringer, als später. Nur der durch einen Stern ausgezeichnete zweite Versuch der Tab. I widerspricht scheinbar der Regel. Dieser Widerspruch erklärt sich aber leicht daraus, dass das Thier während der CO_2-Athmung lebhafte Bewegungen ausführte. Die Athemgrösse während dieser Bewegungen wurde zwar nicht mitberücksichtigt, aber die Messung begann wieder alsbald, nachdem sich das Thier beruhigt hatte. In dieser Zeit und noch Minuten lang nachher sind aber, wie die Versuche von Geppert und Zuntz lehren, die bei der Muskelthätigkeit gebildeten Reizstoffe wirksam. Es hat sich also hier zu der CO_2 ein zweiter mächtigerer Reiz gesellt, welcher den abnorm starken Zuwachs der Athemgrösse erklärt.

Selbstverständlich spielen kleine Bewegungen der Versuchsthiere überall mit. Dieser Umstand und die Einmischung der Willkür, resp. kleiner psychischer Erregungen machen es begreiflich, dass die Wirkungen derselben CO_2-Menge ziemlich verschieden ausfallen.

Die aus unseren früheren Versuchen gefolgerte geringere Erregbarkeit des Athemcentrums beim Ungeborenen findet in vorstehenden Versuchen eine neue Stütze[1]). Wenn schon wenige Tage nach der Geburt die Erregbarkeit sehr viel grösser ist als am ersten Tage, so ist es in hohem Maasse wahrscheinlich, dass vor der Geburt die Erregbarkeit noch viel geringer sei.

Fragen wir nunmehr nach den Ursachen der geringeren Erregbarkeit des fötalen Athemcentrums, so werden wir in erster Linie dieselbe in Parallele bringen mit der unvollkommenen Entwicklung des übrigen Nervensystems. Dieser Gesichtspunkt ge-

---

1) In gleichem Sinne lässt sich die Thatsache verwerthen, dass bei der Erstickung des Fötus die Reflexbewegungen noch längere Zeit nach Aufhören der Athmung fortdauern, während beim erwachsenen Thiere die Reflexe schon längst erloschen sind, ehe die Athmung sistirt. Vergl. Hoegyes (dieses Archiv 15 p. 342).

winnt an Berechtigung durch die Erfahrung, dass bei Frühgeborenen die Athmung immer unvollkommen ist und um so unvollkommener, je vorzeitiger die Früchte geboren wurden. Immerhin ist die Zunahme der Erregbarkeit des Athemcentrums nach der Geburt eine zu rasche, als dass dieser Gesichtspunkt allein zu ihrer Erklärung genügen könnte.

Eine hervorragende Bedeutung möchten wir der mangelhaften Sauerstoff-Sättigung und der langsamen Strömung des fötalen Blutes zuschreiben, welche wir in unserer früheren Arbeit (dieses Archiv Bd. 34, p. 215) nachgewiesen haben. Wir sind freilich sonst gewohnt, diese beiden Momente als Erreger des Athemcentrums anzusehen.

Die erregende Wirkung des O-Mangels ist aber bisher nur in kurz dauernden Versuchen nachgewiesen worden. Wenn die mangelhafte O-Zufuhr, wie dies beim Fötus geschieht, permanent stattfindet, könnte sie doch wohl der Art schädigend auf die Erregbarkeit einwirken, dass an Stelle der bei acutem O-Mangel beobachteten Reizung des Athemcentrums das Gegentheil träte[1]). Diese Annahme findet eine gewisse Stütze in dem Verhalten der Thiere, welche längere Zeit in verdünnter Luft leben. Fränkel und Geppert[2]) heben in Uebereinstimmung mit P. Bert[3]) besonders hervor, dass bei $^1/_3$ Atmosphärendruck in der Regel keine starke Dyspnoë beobachtet wird, die Thiere vielmehr sich in einem somnolenten Zustande befinden, in welchem sie, wenn auch tiefer als normal, doch ruhig athmen, bis zu dem Moment, wo sie eine Muskelaction ausführen; erst dann tritt heftige Dyspnoë auf. Hierher gehört auch die von Leichtenstern[4]) constatirte Abnahme der Athemgrösse nach wiederholten Aderlässen.

Die Wirkung des verlangsamten Blutstroms auf die Thätigkeit des Athemcentrums haben wir in folgender Weise etwas näher untersucht. Bei Kaninchen wurde eine passend gebogene, mit

---

1) B. S. Schultze, Der Scheintod Neugeborener p. 71 ff., erklärt auf analoge Weise die Möglichkeit des Zustandekommens von Asphyxie ohne vorausgegangene Athembewegungen.

2) Fränkel u. Geppert, Ueber die Wirkungen der verdünnten Luft, Berlin 1882, p. 7.

3) P. Bert, La pression barométrique, Paris 1878, p. 712.

4) Leichtenstern, Zeitschrift f. Biologie VII, p. 197.

Blutegel-Extract zur Verhütung der Gerinnung gefüllte Glasröhre mit dem einen Ende in eine Arterie, mit dem anderen in die zugehörige Vene eingebunden. Nachdem die Athemgrösse und die Erregbarkeit des Athemcentrums festgestellt war, wurde durch Entfernung der vorher angelegten Klemmen der Blutstrom von der Arterie zur Vene freigegeben. Die unmittelbare Folge war Herabsetzung des arteriellen, Erhöhung des venösen Drucks, d. h. eine Annäherung an die Kreislaufsverhältnisse beim Fötus. Es gelang, die Ueberströmung eine Stunde und länger in Gang zu erhalten. Dann wurden die Gefässe abgeklemmt und nun wiederum die Athmung bei normalem Kreislauf beobachtet.

Käme nur die Reizwirkung des O-Mangels in Frage, so müsste während des Ueberströmens die Athmung verstärkt sein. Eine derartige Verstärkung konnte der eine von uns mit Geppert regelmässig beobachten, wenn bei einem Kaninchen die Carotiden am Halse für wenige Minuten zugeklemmt wurden. In unseren Versuchen war im Moment des beginnenden Ueberströmens eine Aenderung der Athemgrösse nicht nachweisbar. Bei Fortdauer des Ueberströmens trat in einem Falle eine allmälige Abnahme der Athemgrösse zu Tage. Nach Verschluss der Gefässe hob sich dieselbe ebenso allmälig wieder auf den ursprünglichen Werth. In zwei anderen Fällen blieb das Ueberströmen des Blutes fast ohne Wirkung auf die Athmung. Wir haben deshalb die Versuche nicht fortgesetzt. Immerhin bestärken sie uns in der aus den anderen, oben dargelegten Gründen bereits wahrscheinlich gewordenen Annahme, dass die mangelhafte O-Sättigung des fötalen Blutes kein Reiz für dessen Athemcentrum ist, im Gegentheil — continuirlich wirkend — dazu beiträgt, seine Erregbarkeit auf niederer Stufe zu erhalten.

Zu den bisher betrachteten Momenten, welche die geringere Erregbarkeit des Athemcentrums beim Fötus bewirken, kommt noch ein wichtiger Reflexmechanismus, welcher in dem Augenblick in Wirksamkeit tritt, in welchem der Fötus sich zu einer Athembewegung anschickt. Solange die Erregung des Athemcentrums beim Fötus keine excessive Höhe erreicht, wird das Zustandekommen der Athembewegungen gleich beim Beginn derselben auf reflectorischem Wege durch das Eindringen des Liquor Amnii in die Nasenöffnungen gehemmt. Eine ähnliche Hemmungswirkung kennt man seit lange unter dem Namen des Tauch-

reflexes [1]). Wenn man ein tracheotomirtes Thier, dessen Luftröhre durch einen Schlauch mit der Atmosphäre communicirt, in nicht ganz blutwarme psysiol. ClNa-Lösung eintaucht, bleibt die Athmung unbeeinflusst, so lange die Nasenöffnungen mit dem Wasser nicht in Berührung kommen. Sowie dies der Fall ist, tritt in der Regel ein längerer Athemstillstand ein. Bei verschiedenen Thieren dauert es verschieden lange, bis die Athmung wieder regelmässig in Gang kommt. Bei erwachsenen Thieren tritt dies, soweit unsere Erfahrung reicht, schliesslich immer ein, doch bleibt die Athemgrösse meist niedriger als vor dem Eintauchen. Bei Neugeborenen dagegen ist die Hemmung in der Regel viel intensiver und nachhaltiger; erst wenn die Dyspnoë einen hohen Grad erreicht hat, kommt es zu einzelnen Athemzügen, auf die immer wieder längere Stillstände folgen.

Wir geben einige Auszüge aus unseren, diesen Gegenstand betreffenden Versuchsprotocollen. Die Versuche wurden alle wie folgt angestellt: Den Thieren wurde eine T-Trachealcanüle eingelegt. Die Schenkel derselben waren durch weite Kautschukschläuche mit leicht spielenden Darmventilen verbunden, ähnlich wie in den früher beschriebenen Versuchen über die Erregbarkeit des Athemcentrums. Die exspirirte Luft ging durch eine Gasuhr. Das Thier war entweder mittelst einer eng anliegenden Halskrause in einem Glascylinder befestigt, oder wurde ganz ohne Fesselung in der Hand gehalten. Es befand sich bis zum Halse dauernd in einem auf 36° C. erwärmten Bade von physiol. ClNa-Lösung. So konnte es leicht in diese untergetaucht werden, ohne anderen sensiblen Reiz als den, welcher durch die Berührung der ClNa-Lösung mit dem Gesicht und speciell mit den Nasenöffnungen verursacht wird.

Versuch I.

Junges, 5 Tage altes Hündchen

	Athemgrösse p. Minute in ccm:
I. Vor dem Eintauchen. Durchschnitt von 19 Minuten	142
II. Eingetaucht. „ „ 6 „	77
III. Nach dem Eintauchen. „ „ 2 „	142
IV. Eingetaucht. Erste Minute	15
„ Durchschnitt von 6 Minuten	35

1) Schiff, Paul Bert, Rosenthal und Falk, (Arch. f. Anat. und Physiol. 1869, p. 236; ferner Archiv f. pathol. Anat. XLVII, p. 39, 256), Holmgren (Hoffmann u. Schwalbe, Jahresbericht 1883, p. 64).

V. Nach dem Eintauchen. Erste Minute 88
Zweite Minute . . . . , ... 120
Durchschnitt von weiteren 3 Minuten 160
VI. Eingetaucht. Erste Minute 0
Zweite Minute 4
Dritte und vierte Minute 0
VII. Nach dem Eintauchen. Erste Minute 42
Zweite Minute 141
Weitere 4 Minuten Durchschnitt 149

Die reflectorische Athemhemmung wurde noch Stunden lang weiter in ungestörter Stärke beobachtet.

Versuch II. 6. 5. 86.

Hündchen von 5 Tagen, 370 gr schwer, wurde zuerst längere Zeit in Bezug auf die Erregbarkeit durch CO_2 geprüft, während es sich in einem warmen Luftraum befand. Dieser Theil des Versuchs ist p. 367 verwerthet. Hierauf wurde langsam blutwarme phys. ClNa-Lösung in den Behälter, in dem sich das Thier befand, eingegossen, bis das Thier ganz darin versenkt war. Dies hatte Anfangs verstärkte Athmung zur Folge. Nachdem dann die Trachea von Schleim gereinigt war, bewirkte erneutes Eintauchen enorm langen Athemstillstand.

	Athemgrösse p. Minute in ccm:
I. Während des Eintauchens. Durchschnitt von 6 Minuten . .	77
II. In der Luft „ „ 3 „ . .	138
III. Eingetaucht. Stillstand von 50 Sekunden dann Durchschnitt von 3 Minuten	75
IV. Nach dem Eintauchen	88, 120
V. In der Luft. Durchschnitt von 3 Minuten	160
VI. Eingetaucht. Stillstand von 115 Sekunden dann 1 Athemzug und wieder Stillstand von 90 Sekunden.	
VII. Nach dem Eintauchen erster Athemzug nach 25 Sekunden. Zweiter Athemzug nach 3 Minuten 50 Sekunden.	
Folgende Minute	84
Durchschnitt der nächsten 6 Minuten	147
VIII. Einleiten von CO_2 erzeugt Unruhe und dyspnoëtisches Oeffnen des Maules, aber keine erhebliche Verstärkung der Athmung. Durchschnitt von 4 Minuten . . .	158
IX. Eingetaucht. Stillstand von 60 Sekunden.	
„ Dann Athmung mit langen Pausen.	
„ Durchschnitt der nächsten 21 Minuten	27
X. Nach dem Eintauchen	26, 54, 120, 102
XI. Eingetaucht	0
XII. Nach dem Eintauchen	20, 46, 104, 104 etc.

Versuch III. 3. 11. 86.

Hündchen von 7 Tagen vor 2 Stunden tracheotomirt, in der Trachea sammelt sich öfters Blut an. Erschwerte Athmung. Anfangs hat das Eintauchen nur geringe Abnahme der Athemfrequenz zur Folge, nachher bewirken 6 Eintauchversuche von 1—4 Minuten Dauer regelmässig lange Stillstände, meist über eine Minute anhaltend. Der Athmungsstillstand dauert auch nach dem Emporheben der Nase noch einige Zeit an, resp. erneuert sich dabei, wenn die Athmung unter Wasser schon wieder begonnen hatte.

Versuch IV. 4. 11. 86.

Hündchen von 8 Tagen, noch blind, seit 26 Stunden von der Mutter getrennt, mit Kuhmilch genährt, im Brütofen bei ca. 32° C. aufbewahrt.

9 h 45. Aufgebunden.

10 h. Tracheotomie ohne Blutverlust und ohne Blut in die Trachea. Thier mit Halsband im Becherglas befestigt, in den Wärmekasten gelegt.

10 h 52. Temp. 37° C.

Seit 11 h Athmung an der Gasuhr. Das Thier ist Anfangs sehr unruhig, hat in Folge dessen hohe Athemwerthe von 260—490 ccm per Minute bei einer Frequenz von 62—80. Das Eintauchen hat kurzen Stillstand von etwa 10 Sekunden Dauer zur Folge, dann aber ist die Athmung unverändert, in einzelnen Fällen sogar stärker als normal. Auch nachdem das Thier etwas ruhiger geworden und die Athemgrösse auf 200—300 in der Minute gesunken ist, bleibt die Wirkung des Eintauchens dieselbe. Dieser Versuch wurde 8 mal gemacht.

In der Intention, die geringe Erregbarkeit des Athemcentrums, welche bei diesem 8 Tage alten Hündchen bereits geschwunden schien, künstlich wiederherzustellen, liessen wir es jetzt längere Zeit CO_2-reiche Luft einathmen. Nachdem der CO_2-Strom 6 Minuten angedauert und dann wieder 3 Minuten Luftathmung stattgefunden hatte, bewirkte Eintauchen langen Stillstand und Herabgehen der Athmung von 240 auf 56 p. M. Auch in der nächsten Minute an der Luft dauerte die Hemmung fort; Athemgrösse 54 ccm, dann 136, 170, 200, 250 (etwas Unruhe).

Eingetaucht 62.

An der Luft 106, 202, 180.

Hierauf lassen die hemmenden Wirkungen des Eintauchens nach, offenbar weil die Erregbarkeit des Athemcentrums wieder auf den früheren Werth gestiegen ist.

Neue Einathmung von CO_2 hat den gleichen, ja noch stärkeren Effect als die erste.

Versuch V. 8. 11. 86.

Hündchen von 4 Tagen.

Vor 1 Stunde tracheotomirt, seitdem im Wärmekasten. Nachdem das Thier 10 Minuten an der Gasuhr geathmet, werden bei freier Nasenöffnung folgende Werthe der Athemgrösse p. Minute gefunden: 158, 250, 254.

Untergetaucht eine $^1/_2$ Minute . . . . 14.
Herausgenommen erste $^1/_2$ Minute . . . 14.
Dann per Minute . . . . 102, 152, 136.
$^1/_2$ Minute untergetaucht . . . . . . 40.
Heraus . . . . 140, 104, 106.

Einige weitere Eintauchungen haben nur Hemmungen von einigen Sekunden und dann normale, oder sogar verstärkte Athmungen zur Folge.

Der Versuch, ähnlich wie bei Nr. IV, durch Athmung CO_2-reicher Luft die Erregbarkeit des Athemcentrums herabzusetzen, hat sehr bald reichliche Schleimansammlung in der Trachea und weiterhin Lungenoedem zur Folge.

Versuch VI. 9. 11. 86.

Hündchen von 5 Tagen.

Vor 1 Stunde tracheotomirt, Hintertheil im Bad von 36° C.

		p. M.	
10 h 15—27.	Athemgrösse in der Luft	120	
27—27,5.	„ untergetaucht	10	in der $^1/_2$ Minute, 15 Sekunden absol. Stillstand.
27,5—28.	„ in der Luft	80	„ „ „ „
28—34.	„ „ „ „	115	
34—35.	„ untergetaucht	140	(heftige Unruhe, Anfangs Stillst. von 18 Sek.)
35—49.	„ in der Luft	157	(vielfach Unruhe.)
49—50.	„ untergetaucht	110	(vielfach Unruhe und Stillstand von 15 Sekunden).
50—55.	„ in der Luft	166	
55—57.	„ in der Luft bei Einleiten von CO_2	150	
57—58.	CO_2 verstärkt	280	
58—59.	CO_2 unverändert, einget.	180	Stillstand von 10 Sek., Unruhe.
59—11 h 5.	„ „ in der Luft	310	
11 h 5—6.	„ „ eingetaucht	180	Stillstand von 5 Sekunden, starke Unruhe.
6—12.	„ „ in der Luft	345	Thier ruhig.
12—16.	„ „ eingetaucht	74	Mehrfach heftige Unruhe.
16—21.	„ „ in der Luft	120	
21—22.	„ „ eingetaucht	90	Stillstand 10 Sekunden.
22—25.	„ „ in der Luft	97	
25—29.	CO_2 abgedreht, in der Luft	142	
29—31.	Eingetaucht	167	Stillstand 15 Sekunden, Unruhe.
31—34.	In der Luft	195	
	Unterbrechung, Reinigung der Canüle, Tränkung des Thieres.		
12 h 29—36.	In der Luft	164	Thier ganz ruhig.
36—42.	Eingetaucht	145	Thier fast ruhig. Mehrfach Stillst. der Athmung bis 18 Sek. Dauer.
42—46.	In der Luft	122	
47—51.	CO_2-Einleitung; in der Luft	248	
51—53.	„ untergetaucht	48	Stillstand 20 Sek. Etwas Unruhe.
53—54.	„ in der Luft	75	Stillstand und Unruhe.

		p. M.	
54—59.	„ „ „ „	179	
59—1 h 1.	„ untergetaucht	145	Stillstand 12 Sekunden. Rasseln.
1 h 1 —5.	„ in der Luft	78	Starke Kopfdyspnoë.
7—11.	CO_2 abgesperrt; in der Luft	188	
11—12.	Untergetaucht	4	
12—13.	In der Luft	61	
13—16.	„ „ „	84	
16—18.	„ „ „	143	

Versuch VII. 11. 11. 86.

260 gr schweres Hündchen, 7 Tage alt, seit gestern mit der Flasche ernährt. Tracheotomirt wie bei den vorigen Versuchen.

Mehrere lange fortgesetzte Tauchversuche ergaben nur kurzen Stillstand der Athmung von 5—10 Sekunden Dauer, dann hustenartige Exspirationen, bei welchen die Athemgrösse eher verstärkt ist, dazwischen Perioden anscheinend ganz normaler Athmung. Auch nach Einathmung von CO_2 bleiben die Erscheinungen dieselben.

Die Versuche zeigen, dass die Berührung der Nasenlöcher mit Wasser, resp. das Eindringen der Flüssigkeit in diese meist kräftige Hemmung der Athmung zur Folge hat. In mehreren Fällen, wo diese Wirkung weniger ausgesprochen war, konnten wir sie durch Herabsetzen der Erregbarkeit des Athemcentrums, unter möglichster Vermeidung einer Schädigung der Reflexerregbarkeit, verstärken. Diese Herabsetzung trat in einigen Fällen als Folge der Erschöpfung nach längerer Versuchsdauer von selbst ein, in anderen Fällen führten wir sie durch Einathmung CO_2-reicher Luft künstlich herbei. Aus den früher angeführten Gründen dürfen wir beim Ungeborenen jene geringe Erregbarkeit des Athemcentrums, welche das Zustandekommen des hemmenden Reflexes begünstigt, stets voraussetzen.

Jetzt verstehen wir auch leicht das Verhalten von Embryonen, deren Placentarverkehr ohne Eröffnung des Eisacks, resp. unter Wasser aufgehoben wird. Pflüger und Dohmen (Pflügers Archiv I p. 81) fanden bekanntlich, dass solche Embryonen nur einzelne, durch lange Intervalle getrennte Inspirationen ausführen und schliesslich asphyctisch zu Grunde gehen, ohne je regelmässig geathmet zu haben. Sowie durch Eröffnung der Eihäute der Zutritt der Luft zu den Nasenlöchern gesichert war, entstanden stürmische Athembewegungen, welche bald in regelmässige übergingen.

Bei allen von uns untersuchten Thieren, welche im Frucht-

wasser athmeten, fanden wir diese vereinzelten, durch lange Ruhepausen geschiedenen Inspirationen [1]). Nicht anders verhält sich der Mensch, wenn sich bei ihm intrauterine Asphyxie entwickelt. Nach Analogie unserer Versuche erscheint es sehr wahrscheinlich, dass ein Fötus im Fruchtwasser absterben kann, ohne eine einzige kräftige Athmung gemacht zu haben. Manche unserer Versuchsthiere wären nach dem Eintauchen in Folge der Athemhemmung zu Grunde gegangen, trotzdem ihre Trachea frei mit der Atmosphäre communicirte, wenn wir sie nicht rechtzeitig aus dem Wasser gehoben hätten.

Die bekannten Sectionsbefunde, welche intrauterinen Tod menschlicher Föten ohne Aspiration von Fruchtwassser beweisen, erklären sich durch die von uns klargelegte Reflexhemmung leicht, während bisher das Verständniss dieser Befunde grosse Schwierigkeiten bot. (Vgl. B. S. Schultze l. c. p. 71–81 und 111—126.)

Wenn wir dem Gesagten zu Folge in der geschilderten Hemmungswirkung ein wichtiges Mittel zur Unterhaltung der intrauterinen Apnoë sehen, so steht dieser Auffassung folgende Schwierigkeit entgegen. Es ist schwer zu denken, dass die Flüssigkeit, in welcher der Fötus beständig weilt, in der er sich entwickelt hat, reizend auf seine Nerven wirken soll. Dieses beständige Gebadetsein im Liquor Amnii bezieht sich aber doch nur auf den ersten Anfang des Respirationsweges; der beginnende Athemzug führt grössere Mengen der Flüssigkeit in die tieferen Theile der Nase und in den Kehlkopf, die für gewöhnlich beim Fötus nur eine dünne Schleimdecke haben, auf die daher grössere Mengen aspirirter amniotischer Flüssigkeit sehr wohl irritirend wirken können.

Unsere Arbeit gestattet uns folgende Schlusssätze über die Ursachen der Apnoë des Fötus und der nach der Geburt beginnenden Athmung aufzustellen:

1) Das Athemcentrum des Fötus ist ebenso wie das des Geborenen durch Sauerstoffmangel, durch Anhäufung von Kohlensäure

---

1) Eine gewisse Bedeutung für die Erklärung der langsamen Athmung vor Entfaltung der Lunge hat auch die von Loewy (s. dies. Heft d. Archiv's p. 273) gefundene Thatsache, dass bei atelectatischen Lungen kein Vagustonus besteht, die Athmung also ähnlich langsam erfolgen muss, wie nach Durchschneidung beider Vagi.

und anderen Producten, welche namentlich bei der Muskelthätigkeit in grösserer Menge entstehen, erregbar.

2) Die Blutbeschaffenheit des Fötus ist normal derart, dass ein geborenes Thier durch sie zu Athembewegungen, wahrscheinlich sogar zu dyspnoischen angeregt würde. Wenn der Fötus trotzdem nicht respirirt und auch durch Hautreize nicht zum Inspiriren gebracht werden kann, so liegt dies zum Theil an der geringeren Erregbarkeit seines Athemcentrums.

Diese geringere Erregbarkeit lässt sich, von Tag zu Tag abnehmend, noch bei neugeborenen Thieren nachweisen. Sie ist also nicht allein durch die besonderen Verhältnisse des intrauterinen Lebens bedingt, sondern hängt wohl mit dem Entwicklungsgrade des Nervensystems zusammen.

3) Die dauernde Armuth des fötalen Blutes an Sauerstoff und die geringe Geschwindigkeit, mit welcher es circulirt, dürften mitwirken, um beim Fötus die Erregbarkeit auf einer noch viel niedrigeren Stufe zu erhalten als die, welche wir bald nach der Geburt beobachten.

4) Wenn der Athemreiz beim Fötus einmal so hoch steigt, dass eine Inspiration erfolgt, wird diese sofort auf reflectorischem Wege gehemmt in Folge des Reizes, welchen die eindringende Flüssigkeit auf die Schleimhaut der ersten Luftwege ausübt.

5) Bei der Einleitung der Athmung nach der Geburt sind zwar sensible Reize mitbetheiligt, das Entscheidende ist aber die wachsende Venosität des Blutes, welche aus der unterbrochenen Placentarathmung resultirt, sowie das Hinwegfallen des sub 4) genannten Reflexes.

Die praktischen Schlüsse, welche aus diesen Thesen für das Verhalten des Geburtshelfers gezogen werden müssen, ergeben sich von selbst.

Abschnitt III.

Zur Kenntniss der Ernährung des Fötus.

Für die Ernährung des Säugethier-Fötus kommen ernstlich nur zwei Wege in Betracht: die Placenta und der Liquor Amnii, welcher

mehr oder weniger regelmässig vom Fötus verschluckt wird. Der Antheil des Liquor Amnii ist zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden beurtheilt worden. In den letzten Jahrzehnten war man im Anschluss an die Ausführungen von Bischoff geneigt, denselben als reines Excret des Embryo zu betrachten und ihm demgemäss jede Bedeutung für die Ernährung abzusprechen. Eine reelle Bedeutung für diese könnte die amniotische Flüssigkeit thatsächlich nur dann besitzen, wenn sie zu mehr oder weniger grossem Theile direct aus dem mütterlichen Blute stammte.

Den ersten sicheren Nachweis einer wenigstens theilweisen Secretion des Liquor Amnii aus dem mütterlichen Blute lieferte wohl der folgende, von dem einen von uns [1]) angestellte Versuch. Hochträchtigen Kaninchen wurde eine Lösung von indigo-schwefelsaurem Natron in die Venen injicirt. Darnach nahm der Liquor Amnii in kurzer Zeit eine deutlich blaue Färbung an, während im Körper des Fötus selbst nirgends eine Spur des Farbstoffs zu entdecken war, ebenso wenig in seinem Harn, falls solcher vorhanden. Diese letztere Thatsache ist um so bedeutungsvoller, als Wiener [2]) inzwischen durch directe Injection des Farbstoffes in den Fötalkörper nachgewiesen hat, dass beim Fötus ebenso wie beim Erwachsenen das indigo-schwefelsaure Natron in der Niere und im Harn sich vermöge einer specifischen Anziehung der ersteren anhäuft. Der Beweis, dass der Farbstoff direct aus dem mütterlichen Blute in die Amniosflüssigkeit gelange, wurde noch vervollständigt durch folgendes Experimentum crucis. Vor der Injection des Farbstoffs wurde der Fötus durch Einspritzen eines Herzgiftes (Kali-Lösung) getödtet. In diesem Falle, wo jede Möglichkeit einer Betheiligung des Fötus an der Farbstoff-Ausscheidung ausgeschlossen war, zeigte sich der Liquor Amnii ebenso intensiv blau, wie bei lebendem Fötus. Krukenberg [3]), der übrigens auf Grund seiner eigenen Experimente die theilweise Secretion des Liquor Amnii aus dem mütterlichen Blute bestätigt, will das beschriebene Experimentum crucis nicht als beweisend anerkennen, indem er einwendet, dass die Wandungen des Amnionsackes nach dem Absterben des Fötus in ihrer Durchlässigkeit alterirt sein könnten.

---

1) Zuntz, Pflüger's Archiv Bd. 16, p. 548.
2) Wiener, Archiv f. Gynaekol. 17, p. 24.
3) Krukenberg, Archiv f. Gynaekol. 22, p. 40.

Dieser Einwand erscheint uns deshalb wenig gerechtfertigt, weil das Experiment längstens eine Stunde nach Tödtung des Fötus zu Ende ist. Bei der Lebenszähigkeit der fötalen Gewebe ist es aber wenig wahrscheinlich, dass dieselben in so kurzer Zeit ihre Durchlässigkeit für Flüssigkeit merklich ändern. Es müsste ausserdem ein ganz merkwürdiger Zufall sein, wenn in dem einen Falle die Secretion von Seiten des Fötus, in dem anderen die postmortal entstandene Durchlässigkeit der Eihäute fast genau denselben Grad von Blaufärbung zu Stande gebracht hätte.

Wiener[1]), welcher gleichfalls den Durchtritt von Stoffen von der Mutter in den Liquor Amnii bestätigt, zeigt zugleich, dass die Erscheinung keine allgemeine ist. Er konnte sie bei Kaninchen und Meerschweinchen nur in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft, bei Hündinnen überhaupt nicht constatiren. Hieraus folgt unmittelbar, das der Antheil des Liquor Amnii an der Ernährung des Fötus nur ein beschränkter sein kann. Offenbar genügen die jüngst von Ahlfeld[2]) angegebenen drei Momente nicht zum Beweise, dass das Fruchtwasser ein Nahrungsmittel für die Frucht sei. Enthält dasselbe auch nährende Bestandtheile und werden diese verschluckt und verdaut, so hat der Fötus davon keinen wesentlichen Vortheil, wenn diese Substanzen vorher von seinem eigenen Leibe secernirt wurden. Er würde dann dem hungernden Bären gleichen, der an den eigenen Tatzen saugt.

Nur insofern er aus dem mütterlichen Blute stammt, und das ist, wie wir gesehen haben, nur in beschränktem Maasse der Fall, kann der Liquor Amnii als Nahrungsmittel des Fötus gelten. Die Annahme v. Ott's[3]), dass die Placenta wesentlich nur Athemorgan des Fötus sei, und die Ernährung desselben hauptsächlich durch Verschlucken von Liquor Amnii erfolge, muss nach dem Gesagten als zu weit gehend betrachtet werden.

v. Ott glaubte auf experimentellem Wege beweisen zu können, dass nicht einmal Wasser, geschweige denn gelöste Nährstoffe aus dem mütterlichen Blute in das der Nabelvene übertreten. Er exstirpirt hochträchtigen Hündinnen ein Stück des Uterus mit einigen Föten und constatirt, dass mütterliches und fötales Blut annähernd

1) Wiener, Archiv f. Gynaekol. 23, p. 183.

2) Ahlfeld, Centralbl. f. Gynaekol. 1887, Nr. 45.

3) v. Ott, Archiv f. Gynaekol. Bd. 27 p. 129.

denselben Gehalt an Wasser und organischen Bestandtheilen haben. Hierauf wird der Mutter etwa die Hälfte ihres Blutes abgelassen und durch Kochsalzlösung von 0,6 % ersetzt. Nach einigen Tagen werden die übrigen Föten untersucht und ihr Blut ähnlich concentrirt, wie das der ersten gefunden, trotzdem das Blut der Mutter fast den doppelten Wassergehalt wie vorher besitzt. Die Hydrämie der Mutter hat also keinen Einfluss auf die Concentration des Fötalblutes ausgeübt.

Schon Wiener[1]) hat gute Gründe gegen die Beweiskraft dieses Experimentes vorgebracht. Wir möchten zur weiteren Widerlegung auf unsere in diesem Hefte mitgetheilten Versuche (Ueber den Flüssigkeits-Austausch zwischen Blut und Geweben) verweisen.

Diese Versuche zeigen, dass intravenöse Injectionen grösserer Mengen einer physiologischen Kochsalzlösung von richtiger Concentration keine Diffusionsströme zwischen Blut und Geweben erzeugen. Nach Einspritzung einer solchen Lösung in eine Ader erweist sich das Blut genau so stark verdünnt, wie man es unter der Voraussetzung einer einfachen Mischung des Blutes mit der zugeführten Kochsalzlösung erwarten musste. Wenn aber das mit Kochsalzlösung verdünnte Blut an die eigenen Gewebe kaum Flüssigkeit abgiebt, so ist auch nicht zu erwarten, dass dies an das fötale Blut geschehe.

Nur diejenigen Aenderungen der Blutbeschaffenheit, welche erfahrungsgemäss lebhafte Diffusionsströme zwischen Blut und Geweben erzeugen, dürften auch geeignet sein, die Beschaffenheit des fötalen Blutes in leicht nachweisbarer Weise zu alteriren.

Von diesem Gesichtspunkte aus haben wir Experimente zum Nachweis des Stoffverkehrs in der Placenta angestellt.

Die Versuche zerfallen in zwei Gruppen. In der einen suchten wir den Uebertritt von Wasser durch die placentaren Scheidewände darzuthun, in der anderen den Uebertritt eines für die Ernährung wichtigen gelösten Körpers, des Zuckers.

Eine Aenderung des Wassergehaltes im Blute lässt sich noch sicherer, als durch die von v. Ott ausgeführte Trockensubstanz-Bestimmung dadurch erkennen, dass man die Zahl der Blutkörperchen oder den Hämoglobingehalt in der Volumeneinheit bestimmt. Diese Bestimmungen haben auch noch den Vorzug, dass sie nur sehr

1) Wiener, Sammlung klinischer Vorträge von Volkmann, Nr. 290.

geringe Blutmengen erfordern und deshalb das Arbeiten an kleinen Föten gestatten.

Die Versuche gestalteten sich, abgesehen von kleinen Modificationen, welche aus den Tabellen ohne weiteres ersichtlich werden, folgendermaassen. Das Thier wurde durch Chloralhydrat, Morphium oder Aether genügend narcotisirt und auf dem Rücken befestigt, eine Hautvene am Halse, meist die Facialis anterior zur Injection vorbereitet. Darauf wurde eine kleine Ohrvene blosgelegt und angestochen. Ein Tropfen Blut wurde zur Zählung der Blutkürperchen in den Melangeur des Zeiss-Thoma'schen Apparates genommen, ein zweiter in die Capillarpipette des Fleischl'schen Hämometers behufs der Hämoglobinbestimmung. Wir wählten den Fleischl'schen Apparat, trotzdem er keine absoluten Werthe giebt, wegen der Kleinheit der Blutprobe, welche er erfordert und wegen der Bequemlichkeit seiner Handhabung. Wie man aus den folgenden Tabellen sehen wird, ist die Methode scharf genug für die in Frage kommenden Differenzen. Die Hämoglobinzahlen der Tabelle sind die am Apparate direct abgelesenen, die Zahl 100 bedeutet nach v. Fleischl's Angabe den bei gesunden Männern im Durchschnitt gefundenen Normalwerth. Die Blutkörperchenzahlen in der Tabelle sind Millionen pr. cmm.

Der Entnahme des mütterlichen Blutes folgte möglichst rasch Laparotomie und Excision eines Fötus, dessen Blut in derselben Weise, wie das der Mutter untersucht wurde. Nach provisorischem Verschluss der Bauchwunde begann die Injection der Salz- oder Zuckerlösung in die präparirte Vene. Dieselbe erfolgte unter möglichst niedrigem Drucke aus einer Mariotte'schen Bürette langsam und gleichmässig.

Nach beendigter Injection wurden wieder Föten extrahirt und ihr Blut in derselben Weise, wie das der früheren untersucht. Auch mütterliches Blut wurde aus der inzwischen durch eine Klemme verschlossen gehaltenen Ohrvene entnommen.

In der Tabelle findet man neben den Zahlen, welche das Resultat der Untersuchungen dieser Blutproben angeben, römische Ziffern. Diese besagen, wie viele Minuten nach beendeter Injection die betreffende Probe entnommen wurde.

Die Zuckerbestimmungen wurden im mütterlichen Blute immer nur nach der Injection vorgenommen, weil wir auf Grund der zahlreichen vorhandenen Angaben nicht zweifeln durften, dass der

normale Zuckergehalt desselben nahezu constant zwischen 1—1,5 pro Mille betragen würde. Für den Fötus haben wir uns in einigen Fällen, welche in Tabelle II angeführt sind, überzeugt, dass sein Blut in der Norm denselben Zuckergehalt hat.

Für die Zuckerbestimmung wurde das Blut in genau tarirten Wiegegläschen, welche ein bestimmtes Quantum Wasser enthielten, aufgefangen und sein Gewicht bestimmt. Es wurde dann durch Kochen in einem grossen Ueberschuss von mit Essigsäure schwach angesäuerter Natriumsulphatlösung enteiweisst, das eingeengte Filtrat mit einem grossen Ueberschuss von absolutem Alkohol versetzt, von dem Salzniederschlag abfiltrirt, dann der Alkohol verjagt und der Rückstand in wenig Wasser aufgenommen. Diese Lösung diente zur Titrirung des Zuckers nach Fehling. Dieselbe gelang in den meisten Fällen ohne Weiteres, nur einige Male war Anwendung des von J. Munk[1]) beschriebenen Kunstgriffs: Zusatz einiger Tropfen Chlorcalciumlösung behufs Erlangung eines kupferfreien Filtrats nothwendig.

Die Menge des Fötalblutes (1,5—5 gr) reichte meist nicht aus für eine reguläre Titrirung des Zuckers. Es wurde dann, nachdem ein aliquoter Theil des Blutextractes zur Fehling'schen Lösung gegossen war, die Titrirung mit Hilfe einer Zuckerlösung von bekanntem Gehalt zu Ende geführt. Durch eine Anzahl Controllbestimmungen überzeugten wir uns von der Zuverlässigkeit der gewonnenen Werthe.

Alles Weitere ersieht man aus den folgenden zwei Tabellen.

Tabelle I zeigt in Uebereinstimmung mit den Ermittelungen von Brasol und Klikowitsch, dass die Concentration des mütterlichen Blutes nach Injection der 3 % Salzlösung, wie der concentr. Zuckerlösung erheblich und rasch sinkt. Gleichzeitig steigt die Concentration des fötalen Blutes, woraus wir ohne weiteres schliessen können, dass dasselbe an das mütterliche Blut Wasser abgegeben habe. Es findet also zwischen mütterlichem und fötalem Blute auf dem Wege der Diffusion ein ebenso schneller Wasseraustausch statt, wie zwischen Blut und Geweben. Der Gedanke, dass die Eindickung des fötalen Blutes auf anderem Wege, etwa durch Harnsecretion des Fötus, zu Stande komme, wird durch die Schnelligkeit, mit der sie sich vollzieht, ausgeschlossen. Zum Ueberfluss

1) J. Munk, Virchow's Archiv 105, S. 63.

Tabelle I.

Datum	Thierart und Gewicht	Zahl der Blutkörperchen: Mutter vor der Injection	Zahl der Blutkörperchen: Mutter nach der Injection	Zahl der Blutkörperchen: Fötus vor der Injection	Zahl der Blutkörperchen: Fötus nach der Injection	Haemoglobin-Gehalt: Mutter vor der Injection	Haemoglobin-Gehalt: Mutter nach der Injection	Haemoglobin-Gehalt: Fötus vor der Injection	Haemoglobin-Gehalt: Fötus nach der Injection	Bemerkungen
7. 3. 87	Kaninchen, sehr gross	5,31	4,78 (XV)	2,20	2,99 (XX)	—	—	—	—	45 ccm 3 % ClNa-Lösung in 18 Minuten.
16. 4. 87	Katze, gross	4,87	3,00 (VII)	4,01	4,75 (XXVI)	87	58 (VII)	78,5	85,5 (XXVI)	53 ccm 3 % ClNa-Lösung in 8 Minuten.
26. 4. 87	Katze	5,06	2,95 (XXXXII)	4,22	4,98 (VII)	81	59 (XXXXII)	72	80 (VII)	50,6 ccm 3 % ClNa-Lösung in 17 Minuten. Im Anschluss an die Extraction des 2. Fötus starker Blutverlust der Mutter.
30. 4. 87	Hündin 7270 gr	4,81	4,34 (XXVI)	4,13	4,31 (IV)	77	71 (XXVI)	52	60 (IV)	100 ccm 30 % Traubenzucker-Lösung in 17 Minuten.
15. 7. 87	Katze 3220 gr	6,29	5,86 (XVII)	5,62	6,00 (VII) 5,77 (LXXII)	—	—	—	—	Thier-Gewicht ohne Blut und Fötus post mortem bestimmt. 35,5 ccm 29,4 % Traubenzucker-Lösung in 17 Minuten.
28. 7. 87	Meerschweinchen 940 gr	5,14	4,39 (XIV)	4,85	5,38 (I)	—	—	—	—	16,4 ccm 26 % Traubenzucker-Lösung in 11 Minuten.
16. 9. 87	Meerschweinchen 810 gr	—	—	—	—	115	40	—	110 (I)	9,7 ccm 45 % Traubenzucker-Lösung in 17 Minuten.
3. 10. 87	Meerschweinchen 695 gr	5,31	3,19 (IV) 4,60 (XXIX) 5,37 (LX)	—	5,69 (XI) 5,34 (XXXXII)	104	65 (IV) 90 (XXIX) 104 (LX)	—	110 (XI) 105 (XXXXII)	6,4 ccm 45 % Traubenzucker-Lösung in $3^1/_2$ Minuten.

Tabelle II.

Datum	Thier-Gewicht	Injicirte Zuckerlösung		Zucker injicirt pro Kilo Thier	Zucker gefunden pro Mille Blut				Bemerkungen
					Mutter		Fötus		
		Vol. in ccm	%-Gehalt		vorher	nachher	vorher	nachher	
15. 7.	Katze 3220 gr	35,5	29,4	3,21 gr	—	4,72 (LXXVII)	1,53	6,20 (VII) 4,09 (LXXII)	
28. 7.	Meerschweinchen 940 gr	16,4	26,0	4,54 gr	—	6,72 (XVIII)	1,25	4,28 (I)	Föten lebensfrisch. Die Mutter entleert 10 Minuten nach der Injection Harn mit 2,8 % Zucker.
16. 9.	Meerschweinchen 810 gr	9,7	45	5,4 gr	—	14,9 (I)	—	7,1 (I)	Thier stirbt unmittelbar nach der Injection, hat zur Zeit der Entnahme des Blutes und der Foeten nur noch schwachen Herzschlag.
3. 10.	Meerschweinchen 695 gr	6,4	45	4,14 gr	—	9,9 (LXV)	—	1,9 (XI)	Der 2. Fötus hat etwa $1/8$ ccm Harn in der Blase, welcher Fehling'sche Lösung schwach reducirt.
								10,3 (XXXXII)	Beide Föten wurden vollkommen lebensfrisch extrahirt.

bemerken wir noch, dass die Menge des Liquor Amnii vor und nach der Injection nicht merklich verschieden war und dass die Harnblase der Föten, mit einer einzigen Ausnahme (Versuch vom 3. 10. 87) stets leer gefunden wurde.

Dem Austritt von Wasser aus dem fötalen Blute entspricht das Eintreten erheblicher Zuckermengen, worüber Tabelle II Aufschluss giebt. Den Uebertritt von ClNa in das Fötalblut haben wir nicht quantitativ bestimmt, weil dasselbe nicht die Bedeutung für die Ernährung hat, wie der Zucker.

Schon eine Minute nach Beendigung der Injection ist im fötalen Blute eine erhebliche Zunahme des Zuckergehaltes nachweisbar. Immerhin machen die Zahlen den Eindruck, als ob die volle Ausgleichung eine Reihe von Minuten in Anspruch nehme. Eine Stunde nach beendeter Injection finden wir im Fötalblut schon wieder ein starkes Absinken des Zuckergehaltes und der Concentration; im mütterlichen ist inzwischen der Zuckergehalt in ähnlichem Grade gesunken, die Concentration aber wiederum gestiegen.

Unsere Versuche haben wohl zum ersten Male den sicheren Nachweis geliefert, dass nicht nur Gase, sondern auch Wasser und lösliche Nährstoffe in reichlichem Maasse durch die Placenta in das Fötalblut übertreten.

Die Concentrationsdifferenz zwischen mütterlichem und fötalem Blute, welche Bedingung dieses Uebertrittes ist und welche wir bei unseren Experimenten künstlich auf excessive Höhe brachten, wird normal stetig dadurch unterhalten, dass die Gewebe des Fötus seinem Blute fortwährend Salze, Zucker und andere Nährstoffe entziehen.

Da der von uns nachgewiesene Stoffaustausch zwischen mütterlichem und fötalem Blute die characteristischen Zeichen eines Diffusionsprocesses an sich trägt, insofern sehr viel mehr Wasser in der einen, als gelöste Stoffe in der anderen Richtung wandern, dürfen wir aus unserem Befunde nicht ohne weiteres auch einen Uebertritt der nicht diffusionsfähigen Eiweisskörper und Fette in den Fötalkörper erschliessen. Es liegt nahe anzunehmen, dass die Gewebe der Placenta die Fähigkeit hätten, das Eiweiss zu peptonisiren, um so seinen Uebertritt in ähnlicher Weise, wie bei der Darmresorption zu ermöglichen. Die Untersuchungen von Fischl[1]), welcher freilich von anderen Gesichtspunkten den Uterus auf Peptongehalt prüfte, geben noch keinen genügenden Anhalt zur Entscheidung dieser Möglichkeit, trotzdem er auch daran dachte, dass

1) Fischl, Archiv f. Gynäkol. Bd. 24, p. 400.

das Pepton bei der Ernährung des Embryo eine Rolle spielen könne. Diejenigen Forscher, welche einen Uebertritt von Leucocythen aus dem mütterlichen in das fötale Blut annehmen, werden vielleicht geneigt sein, diesen den Transport der nicht diffusionsfähigen Fette und Eiweisskörper zuzuschreiben.

Abschnitt IV.

Vergleichende Betrachtung des Respirationsprocesses in verschiedenen Lebensperioden.

In unseren früheren Untersuchungen (dieses Archiv, Bd. 34, p. 232) hatten wir aus den Blutgasanalysen und den Messungen der Stromgeschwindigkeit die Grösse des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäureausscheidung beim Fötus berechnet.

Im Laufe der vorstehend mitgetheilten Untersuchung hatten wir Gelegenheit, Erfahrungen über diese Verhältnisse bei neugeborenen und jugendlichen Thieren zu sammeln. Die Zusammenstellung dieser Daten, welche wir durch einige ad hoc angestellte Versuche ergänzt haben, giebt einen nicht uninteressanten Einblick in die Entwicklungsgeschichte des thierischen Stoffwechsels.

Bei neugeborenen und älteren Thieren untersuchten wir den Gaswechsel nach der, von dem einen von uns mit Geppert ausgebildeten Methode, welche in diesem Hefte des Archivs beschrieben ist. Bei dieser Methode wird die Athemgrösse durch Messung des Volumens der exspirirten Luft in einer Gasuhr bestimmt. Die Zusammensetzung der exspirirten Luft ermittelten wir in den meisten Fällen durch exacte Gasanalysen nach den von Geppert modificirten Bunsen'schen Methoden. Nur in einigen Fällen bedienten wir uns für die Kohlensäurebestimmung des sehr bequemen, aber weniger genauen Verfahrens mittelst der Hempel'schen Gasbürette. Diese Versuche sind in den folgenden Tabellen durch *H* bezeichnet.

Zur Bestimmung des Sauerstoffdeficits berechnen wir, unter Annahme des constanten Verhältnisses von 20,96 % O zu 79,04 % N in der Atmosphäre, die Sauerstoffmenge, welche dem in der Ex-

spirationsluft gefundenen Stickstoff entspricht und subtrahiren davon den Sauerstoffgehalt der Exspirationsluft.

Behufs Prüfung der Erregbarkeit des Athemcentrums wurde der Inspirationsluft zeitweilig CO_2 beigemengt; diese Versuche welche natürlich für die Bestimmung der CO_2-Bildung unbrauchbar sind, zugleich aber zeigen, dass die verstärkte Athmung den Sauerstoffverbrauch nur unwesentlich alterirt, sind durch Klammern gekennzeichnet.

Versuchszahlen, die aus sonstigen Gründen nicht als ganz normal gelten können, sind ebenfalls eingeklammert und zur Bildung der Mittelwerthe nicht benutzt.

Die bei 2 neugeborenen Schafen gewonnenen Daten giebt Tabelle I.

Das erste Versuchsthier wurde am 17. 3. 85 Morgens 10^h58 durch Sectio caesarea geboren (vergl. Abschnitt I, pag. 349). Das Lämmchen trug alle Zeichen der Reife, wog 3200 gr, seine Körpertemperatur war 12^h29 vor Beginn der Athemmessungen, unmittelbar nach Einlegen der Trachealcanüle, 37,7° C.; 3^h40 nach Beendigung der Versuche 36,8°.

12^h55 begann die Athmung durch die Gasuhr. Die Athemfrequenz schwankte zwischen 60—100 in der Minute.

Das zweite Lamm wurde am 31. 3. 86, Morgens 8 Uhr auf natürlichem Wege geboren. Es wog 4370 gr. Die Tracheotomie wurde gegen 10 Uhr Morgens ausgeführt; gleich darauf betrug die Temperatur 39,2° C. Die Versuche dauerten von 10^h30 bis 1^h33 und dann wieder von Nachmittags 5^h40 bis 7^h15. 1^h45 betrug die Temperatur 38,8° C.

Tabelle II und III geben Aufschluss über die Verhältnisse am 7. und 11. Tage nach der Geburt. Sie sind von einem Lamme geliefert, welches Zwilling des am 31. 3. 86 geborenen und in Tabelle I bereits verwertheten Thieres war.

Das Thier wurde im Laboratorium vom Tage der Geburt ab mit der Saugflasche durch Kuhmilch ernährt. Es erschien stets vollkommen munter und normal, nahm aber nur ungenügend an Gewicht zu. Es wog am 7. Tage nach der Geburt 3100 gr, am 11. Tage 3200 gr. Dem Thiere wurde am 7. Tage nach der Geburt, Vormittags 11 Uhr unter aseptischen Cautelen die Luftröhre unterhalb des Kehlkopfes in der Längsrichtung gespalten und eine Doppelcanüle von Neusilber eingelegt. Die innere Canüle gabelte

Tabelle I.

Respirationsversuche bei neugeborenen Schafen.

Zeit.	Athemgrösse pr. Min.	Athemgrösse pr. Min. u. Kilo.	Sauerstoff- Gehalt.	Sauerstoff- Deficit.	In der Exspirationsluft. Stickstoff.	In der Exspirationsluft. Kohlensäure.	Respirat. Quotient.	per Kilo u. Minute. O-Verbr.	per Kilo u. Minute. CO_2-Prod.	Bemerkunge[n]
17. 3. 86.										
1h 5—14	741	232	—	—	—	—	—	—	—	
1.17—27	1158	362	—	—	—	3,5	—	—	[12,7]	H
2h 0—24	898	281	—	—	—	—	—	—	—	
2.24—37	878	275	15,01	6,21	80,02	4,97	0,80	17,08	13,67	
2.51—59	1086	[339]	15,14	5,38	77,38	7,47	—	[18,24]	—	Einleiten von seit 2h43 al[l]... lig verstärkt.
3h 1—6	680	212	—	—	—	—	—	—	—	
3.6—17	1365	[427]	—	—	—	—	—	—	—	Häufige Unru[he] Zappeln.
3.20—29	939	293	—	—	—	—	—	—	—	
31. 3. 86.										
11h 2—35	1064	243	—	—	—	—	—	—	—	
11.36—40 12h 17—27	1000 822 } 877	201	—	—	—	4,36	—	—	[8,76]	Probenahme ... längere ... unterbrochen.
12.29—36	843	—	—	—	—	—	—	—	—	Kleine Beweg[ungen] des Thieres.
12.40—47	1556	[355]	17,50	2,72	76,26	6,24	—	[9,66]	—	Einleiten von 12h37—47.
12.50—58	694	158	15,515	5,695	79,985	4,50	0,79	8,99	7,11	
1h 6—14	885	[202]	16,36	4,27	77,81	5,835	—	[8,62]	—	Einleiten von 1h1—1h14.
1.15—33	769	176	—	—	—	—	—	—	—	
5h 53—6.1	989	226	—	—	—	—	—	—	—	
6h 1—12	993	227	15,78	5,43	80,00	4,21	0,77	12,33	9,55	
6.20—28	1294	[296]	16,08	4,54	77,78	6,14	—	[13,44]	—	Einleiten von 6h16—28.
6.41—46	1116	255	—	—	—	—	—	—	—	
6.46—54	890	203	15,60	5,57	79,85	4,55	0,81	11,31	9,23	
7h 0—7.7	1071	[245]	—	—	—	—	—	—	—	7h0.30—7h7 ... Einleitung ... vorher.
7.7—15	950	217	—	—	—	—	—	—	—	

sich T-förmig zur Aufnahme der Athemschläuche. Die Wunde blieb während der Versuchsdauer reizlos und zeigte schön granulirende Ränder.

Sämmtliche Versuche an diesem und den anderen hier verwertheten Thieren wurden in ungefesseltem Zustande, während

das Thier sich in bequemer, selbst gewählter Stellung, bald stehend, bald sitzend befand, ausgeführt.

Tabelle II.

Respirations-Versuche an einem 7 Tage alten Schafe.

Zeit.	Athemgrösse		Sauerstoff-		Stickstoff.	Kohlensäure.	Respiratorisch. Quotient.	pr. Kilo.		Bemerkungen
	pr. Minute.	pr. Kilo u. Min.	Gehalt.	Deficit.				O-Verb.	CO_2-Prod.	
12h 14—12h 24	1071	[345]	—	—	—	—	—	—	—	
12.24—12.35	882	284	—	—	—	4,8	—	—	—	H
12.35—12.47	783	252	—	—	—	—	—	—	—	
12.47—12.56	670	216	14,99	6,31	80,31	4,70	0,74	13,63	10,15	
1h3— 1.11	979	[316]	—	—	—	—	—	—	—	Einleiten v. CO_2, 12.58—1.11.
1.14— 1.24	738	238	15,04	6,18	80,02	4,94	0,79	14,71	11,76	
1.35— 1.39	925	[298]	—	—	—	5,6	—	—	—	Einleiten v. CO_2, 1.28—1.39. H.
1.40— 2.12	713	230	—	—	—	—	—	—	—	
2h17— 2.22	1240	[400]	—	—	—	5,9	—	—	—	Einleiten v. CO_2, 2.12—2.22. H.
2.24— 2.37	669	216	—	—	—	—	—	—	—	
2.37— 2.50	612	197	15,49	5,67	79,78	4,73	0,83	11,17	9,32	
2.57— 3.6	994	[321]	16,98	3,39	76,82	6,20	(1,83)	[10,88]	—	Einleiten v. CO_2, 2.54—3.6.
3h6 — 3.12	658	212	—	—	—	—	—	—	—	
3.18— 3.23	1120	361	—	—	—	6,02	—	—	—	Einleiten v. CO_2, 3.12—3.23.
3.24— 3.35	572	184	—	—	—	—	—	—	—	

Tabelle IV und V berichten über analoge Versuche an einigen jungen Hündchen desselben Wurfes. Die Tracheotomie wurde an diesen Thieren erst wenige Stunden vor dem Versuche ausgeführt, da eine längere Erhaltung derselben nach der Operation wenig aussichtsvoll erschien.

Die Versuchsreihe der Tabelle IV begann etwa 8 Stunden nach der Geburt. Das Thier wog 177 gr. In der ersten Versuchsreihe am Vormittag war ungenügend für constante Erhaltung der Temperatur gesorgt, dieselbe sank bis auf 30° C. Am meisten hat wohl die 2h 18—24 ausgeführte Bestimmung unter diesem Umstand gelitten, weshalb wir dieselbe nicht für die Aufstellung des Mittels verwerthen. Am Nachmittage hielt sich die Temperatur innerhalb normaler Grenzen zwischen 37 und 39° C.

Tabelle III.

Respirations-Versuche an einem 11 Tage alten Schafe.

Zeit. Am 11. Tage nach der Geburt.	Athemgrösse p. Minute.	Athemgrösse p. Kilo u. Minute.	Sauerstoff Gehalt.	Sauerstoff Deficit.	Stickstoff.	Kohlenstoff.	Respiratorisch. Quotient.	p. Kilo u. Minute. O-Verb.	p. Kilo u. Minute. CO_2-Prod.	Bemerkungen.
1 h 45—59	989	309	—	—	—	—	—	—	—	Athmung dur Ventile u. Gas seit 1 h 30; mittelbar vorh Thier getränk
2 h 5—2.12 2.15—21	1129 } 1038 933 }	324	14,85	6,34	79,92	5,23	0,82	20,56	16,94	2 h 12—15 Pro wegen Unru unterbrochen.
2.21—26	1200	375	—	—	—	—	—	—	—	
2.26—37	1168	[365]	—	—	—	—	—	—	—	Einleiten wenig CO_2 2.26.
2.37—44	1421	[444]	15,63	5,20	78,56	5,82	[1,12]	[23,09]	[25,8]	Mehr CO_2 bis 2.44.
2.47 - 3.0	1046	327	—	—	—	—	—	—	—	Von 2.44- Messung unt brochen.
3.0—3.8 3 h 10—3.13	862 } 864 867 }	270	15,15	5,93	79,50	5,34	0,90	16,01	14,41	Von 3.8—3. Probe wegen Husten unterbrochen.

Tabelle IV.

Respirations-Versuche an einem neugeborenen Hündchen.

Zeit.	Athemgrösse p. Minute.	Athemgrösse p. Kilo u. Minute.	Sauerstoff Gehalt.	Sauerstoff Deficit.	Stickstoff.	CO_2.	Respiratorisch. Quotient.	p. Kilo u. Minute. O-Verb.	p. Kilo u. Minute. CO_2-Prod.	Bemerkungen.
1 h 51—55	275	—	—	—	—	—	—	—	—	
1 h 55—2 h 4	244	1379	19,866	1,151	79,272	0,852	0,74	15,87	11,75	
2 h 7—12	257	[1452]	17,892	1,230	72,108	10,00	—	[17,86]	—	CO_2
2 h 18—24	100	565	18,951	2,034	79,134	1,915	0,94	[11,49]	[10,82]	
2 h 27—30	333	—	—	—	—	—	—	—	—	
7 h 15—32	58,6	—	—	—	—	—	—	—	—	
9 h 3—11	45,5	257	16,548	4,912	80,932	2,52	0,51	12,62	6,47	
9 h 15—21	129	[729]	17,406	2,350	74,50	8,095	—	[17,13]	—	CO_2
9 h 24—31	55	310	17,317	3,811	79,673	3,01	0,79	11,81	9,33	

Das Hündchen der Tabelle V war bis zum Beginn der Versuche von der Mutter gepflegt, es hatte gut zugenommen, wog 370 gr.

Tabelle V.

Respirations-Versuche an einem 5 Tage alten Hündchen.

Zeit.	Athemgrösse pr. Minute.	Athemgrösse pr. Kilo u. Min.	CO_2.	pr. Kilo u. Min. CO_2-Produktion	Bemerkungen.
10h 22—29	125	340	3,504	11,91	
10.35—43	268	[724]	4,303	—	10h30—43 CO_2, Unruhe, Husten seit 10.40, vorher Athemgr. = 206 pr. M.
10.55—11.17	130	350	3,163	11,07	
11h33—11.52,5	164	[443]	4,615	—	11.31—53 CO_2-Einleitung.
11.59—12.11	114	308	3,638	11,20	
1h30— 1.45,5	143	386	—	—	

Für weiter entwickelte, bereits entwöhnte, noch im Wachsen begriffene Hunde stehen uns 2 Versuchsreihen zu Gebote, welche Geppert und Zuntz (siehe vorstehende Abhandlung) ausführten. Die Thiere wogen je 2100 gr und lieferten, auf Kilo und Minute reducirt, folgende Durchschnittswerthe:

	Athemgrösse	O-Verbrauch	CO_2-Production	Resp.-Quotient
Thier A:	446 ccm	21,00 ccm	17,20 ccm	0,82.
Thier B:	338 „	18,05 „	11,50 „	0,62.
Mittel:	392 ccm	19,75 ccm	14,35 ccm	0,72.

Für erwachsene Hunde können wir aus der Arbeit von Regnault und Reiset[1]) folgende Grenzwerthe entnehmen:

Maximum:	16,25 ccm	14,72.	
Minimum:	10,50 „	7,60.	

Der Uebersichtlichkeit wegen geben wir auch aus unseren Versuchen die Mittelwerthe:

Hund 1 Tag:	649 ccm	13,43 ccm	9,18 ccm	0,69.
Hund 5 Tag:	346 „	—	11,39 „	

1) Regnault u. Reiset, Annales de chemie et de phys. (3) 26, 1849.

Beim Hunde scheint nach der Geburt noch längere Zeit ein Wachsen der Oxydationsprocesse Statt zu finden, das Maximum beobachten wir bei halbwüchsigen Thieren.

Bei den Schafen gestaltet sich die Sache etwas anders. Das zeigt die folgende Zusammenstellung der Mittelwerthe von Tabelle I—III mit den in unserer früheren Arbeit mitgetheilten Stoffwechselgrössen des fast reifen Schaffötus und den von Reiset für das erwachsene Schaf gefundenen Werthen.

	Athemgrösse	O-Verbrauch	CO_2-Production	Resp.-Quotient
1) Schaffötus		Max. 1,16 ccm Min. 0,30 „		
2) Neugeb. Schaf	237 ccm	12,43 ccm	9,89 ccm	0,80.
3) Schaf v. 7 Tagen	239 „	13,17 „	10,41 „	0,79.
4) Schaf v. 11 Tagen	321 „	18,28 „	15,67 „	0,86.
5) Reifes Schaf		5,26 „	5,22 „	0,99.

Wir sehen hier unmittelbar nach der Geburt ein enormes Ansteigen der Oxydationsprocesse, worauf in der ersten Zeit des extrauterinen Lebens ganz so, wie beim Hunde, ein weiteres langsames Wachsen derselben folgt. Beim erwachsenen Thier sind die Werthe dann wieder niedriger, als beim Säugling.

Die sehr niedrigen Werthe des Stoffwechsels vor der Geburt und die sehr hohen nach derselben können nicht durch verschiedene Entwicklung der Organe bedingt sein. Das geht mit Sicherheit aus dem Verhalten des durch Sectio caesarea geborenen Thieres hervor, welches fast unmittelbar nach der Extraction maximale Werthe des respiratorischen Stoffwechsels zeigt.

Wir müssen demgemäss schliessen, dass intrauterin bereits alle Bedingungen des regeren Stoffwechsels gegeben sind und dass nur die Reize fehlen, welche die Organe zu lebhafterer Thätigkeit anregen. Die kräftigeren Muskelanstrengungen, die in Gang kommende Wärmeregulation, die beginnende Thätigkeit des Respirationsapparates und die wachsende des Verdauungsapparates haben wohl den wesentlichsten Antheil an der gewaltigen Steigerung des Stoffwechsels nach der Geburt.

(Aus dem thierphysiologischen Laboratorium der landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin.)

Der Einfluss des Lichtes auf die Oxydationsvorgänge in thierischen Organismen.

Von

Dr. J. Loeb,
Assistent am physiologischen Institut zu Würzburg.

Unter dem Einfluss des Lichtes zersetzt die chlorophyllhaltige Pflanze die Kohlensäure der Luft, um den Kohlenstoff zum Aufbau organischer Substanz zu verwenden. Die thierischen Organismen sind Parasiten der Pflanzen. Zwingt nun das Licht die Thiere, mehr Kohlensäure auszuhauchen und damit der chlorophyllhaltigen Pflanze Material zur Assimilation zu liefern?

Ferner: Tritt die oxydirende Wirkung des Lichtes in den unmittelbar vom Licht getroffenen Gewebstheilen ein, wie die Assimilation in einem chlorophyllhaltigen Blatte nur an den belichteten Stellen stattfindet?

Das Verdienst, die ersten und weitgehendsten Versuche zur Beantwortung dieser Fragen angestellt zu haben, gebührt Moleschott. Zahlreiche Publikationen sind seit der ersten Arbeit Moleschott's über diesen Gegenstand erschienen. Die Meinungen der einzelnen Autoren gehen aber auseinander.

Durch die Untersuchungen von Pflüger[1]), Zuntz und Speck wissen wir, dass die Muskeln die wesentliche Stätte der Kohlensäureproduktion in den thierischen Organismen sind. Wir wissen ferner, dass relativ geringe Arbeitsleistung der Muskeln ausreicht, um die Kohlensäureausscheidung erheblich zu steigern.

Da nun ein grosser Theil der Thiere durch das Licht gezwungen wird, Bewegungen auszuführen, so ist die erste der beiden am Eingange dieses Aufsatzes aufgeworfenen Fragen, die die Symbiose von Thier und Pflanze betrifft, von vornherein in bejahendem Sinne beantwortet, so dass es vielleicht kaum noch nöthig wäre, besondere Versuche hierüber anzustellen.

Gleichwohl wird in der physiologischen Litteratur über zahl-

---

1) Vergl. Pflüger, Ueber den Einfluss des Auges auf den thierischen Stoffwechsel. Pflüger's Archiv, Bd. XI.

reiche Versuche berichtet, die diese Thatsache noch erhärten. Moleschott, Selmi und Piacentini, Chassanowitz und Andere haben den Einfluss des Lichtes auf die Kohlensäureausscheidung von Thieren gemessen, die während der Versuche sich bewegen konnten. Im Ganzen wurde im Lichte unter diesen Umständen mehr CO_2 ausgeschieden, als im Dunkeln.

Zu untersuchen bleibt also nur noch die Frage, ob die Kohlensäureausscheidung der vom Licht getroffenen thierischen Organismen auch bei Ausschluss aller Bewegungen und durch lokale Wirkung des Lichtes auf die Gewebe gesteigert wird.

Moleschott fand bei seinen ersten Versuchen, dass „Frösche bei gleichen oder wenig verschiedenen Wärmegraden im Licht für gleiche Einheiten des Körpergewichts und der Zeit $^1/_{12}$ bis $^1/_4$ mehr Kohlensäure ausscheiden, als im Dunkeln.“ Ein zweiter Satz, den er auf Grund seiner Versuche aufstellt, lautet: „Je grösser die Lichtstärke ist, um desto mehr Kohlensäure wird ausgehaucht.“

In den Versuchen von Moleschott[1]) war keine Rücksicht darauf genommen worden, ob die Thiere sich bewegten, oder sich ruhig verhielten. Brown-Sequard[2]) hob dieses Moment bei einer Besprechung der Versuche Moleschott's und Béclard's, die zu ähnlichen Ergebnissen geführt hatten, hervor, und Chassanowitz berücksichtigte es in den Untersuchungen, die er nach dem Vorgange Moleschott's über die Lichtwirkung anstellte[3]). Er durchschnitt einem Frosch das Rückenmark „hoch oben“ und bestimmte an sechs Tagen hintereinander bei diesem einen Thiere die Menge des in 2—3 Stunden von demselbem ausgehauchten CO_2. Den einen Tag athmete das Thier im Hellen, den anderen im Dunkeln. Die Temperatur, für deren Constanz ebensowenig wie in Moleschott's Versuchen Sorge getragen war, soll stets 16—17° gewesen sein. In den drei Versuchen im Hellen schied der Frosch 50 % mehr Kohlensäure aus, als bei den Versuchen im Dunkeln.

Unter der Leitung von Pflüger stellte v. Platen[4]) Versuche

1) Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Menge der vom Thierkörper ausgeschiedenen Kohlensäure. Wien. med. Wochenschrift 1885.

2) Journal de Physiologie 1858.

3) Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Kohlensäureausscheidung im thierischen Organismus. Inaug.-Dissert. Königsberg 1872.

4) v. Platen, Arch. f. die ges. Physiologie XI, S. 272.

an, die den Beweis erbrachten, dass das Auge die Wirkung des Lichtes auf den Stoffwechsel vermitttelt. Durch eine passende Vorrichtung konnte der Zutritt des Lichtes zum Auge völlig verhindert werden. Die Thiere waren tracheotomirt und an den Roehrig-Zuntz'schen Respirationsapparat angeschlossen. Im Hellen wie im Dunkeln gleichmässig gefesselt, garantirten die Thiere bis zu einem hohen Grade Gleichheit der Muskelthätigkeit. Es wurde zudem darauf geachtet, dass die Thiere im Dunkeln nicht einschliefen. Neben der Kohlensäureausscheidung wurde auch die Sauerstoffaufnahme bestimmt. An einem und demselben Thiere wurden hintereinander mindestens vier Versuche abwechselnd mit Belichtung und Verfinsterung der Augen vorgenommen. Jeder Versuch dauerte etwa eine halbe Stunde. Zwischen den einzelnen Versuchen einer Reihe wurde eine halbe Stunde pausirt. Während dieser Zeit befand sich das Thier in dem Belichtungszustande des nachfolgenden Versuches. So wurde einer etwaigen Nachwirkung des vorausgegangenen Belichtungszustandes vorgebeugt. Es ergab sich zweifellos eine Steigerung des Gaswechsels unter dem Einfluss der Belichtung der Retina. Im Mittel verhielten sich die Werthe der Sauerstoffaufnahme für Hell und Dunkel wie 116 : 100; die Werthe der Kohlensäureausscheidung für Hell und Dunkel wie 114 : 100. — Speck[1]) untersuchte an sich selbst, ob das Licht den Stoffwechsel zu erhöhen im Stande war, wenn er bei den Versuchen sorgfältig jede Bewegung vermied. „Während des Versuchs sass er möglichst ruhig auf einem Stuhl, ohne den Rücken anzulehnen, vor dem Athemapparat; beide Hände lagen auf dem Stativ des Athemapparates und hielten das Athemrohr, welches in den Mund genommen wurde, während die Nase durch eine Klemme luftdicht geschlossen war. Es wurden stets zwei Versuche an demselben Tage kurz nacheinander durch einen Zwischenraum von nicht $^1/_4$ Stunde getrennt, angestellt, der eine mit offenen, der andere mit geschlossenen Augen. Zum Schliessen der Augen wurde ein mehrmals zusammengelegtes starkes Taschentuch um den Kopf gebunden, wodurch jeder Lichtstreif abgehalten wurde". Die Dauer eines einzelnen Versuches schwankte zwischen 9 und 13 Minuten.

In zwölf Versuchen, von welchen je sechs mit offenen und

---

1) Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf den Stoffwechsel, Archiv für experimentale Pathol. und Pharmakologie, Bd. XII, 1879.

verschlossenen Augen stattfanden, ergab sich im Mittel im Hellen eine Vermehrung der CO_2-Ausscheidung von 100 : 104; der O-Aufnahme von 100 : 101.

Die Frequenz der Athemzüge im Hellen verhielt sich zu der im Dunkeln wie 107 : 100, während die Tiefe der Athemzüge im gleichen Sinne wenig merklich vergrössert war.

In der geringen Vermehrung der CO_2-Ausscheidung im Hellen sieht Speck lediglich den Ausdruck einer stärkeren Lungenventilation. Würde es sich um eine Vermehrung der Oxydationsprocesse gehandelt haben, so hätte mit der Zunahme der CO_2-Ausscheidung die Sauerstoffaufnahme gleichen Schritt halten müssen, wie das beispielsweise in den Versuchen v. Platen's der Fall war und wie es auch der Fall war bei Versuchen, die Speck anstellte, um zu zeigen, wie erheblich eine ganz geringe Muskelarbeit den Stoffwechsel steigert. So wurde durch zweimaliges Heben der Arme in der Minute die CO_2-Abgabe im Verhältniss von 100 : 108, der O-Verbrauch im Verhältniss von 100 : 111 gesteigert; für dreimaliges Heben des Armes die CO_2 im Verhältniss von 100 : 114, der O im Verhältniss von 100 : 112.

Speck kommt demgemäss zu folgendem Schlusse: „Sorgt man dafür, dass die durch das Licht etwa veranlassten Muskelbewegungen wegfallen, so bringt das Licht in dem menschlichen Körper keine vermehrten Oxydationsvorgänge hervor; es ist also auch mehr als wahrscheinlich, dass die Vorgänge im thätigen Sehnerven und in den dadurch erregten Gehirnpartien überhaupt mit Oxydationsprocessen nichts gemein haben oder aber, dass sie, falls sie doch vorhanden wären, so unbedeutend sind, dass sie der Beobachtung sich entziehen.

Ungefähr gleichzeitig mit Speck's Aufsatz erschien eine umfangreiche Untersuchung von Moleschott und Fubini[1]). Dieselbe sollte darthun:

„Dass das Licht die Gewebeathmung anregt, dass diese Wirkung sowohl durch die Haut wie durch das Auge vermittelt wird, dass sie mit der chemischen Lichtstärke wächst, dass die chemischen Strahlen (blaues und violettes Licht) sie mächtiger bethätigen, als die Wärmestrahlen (rothes Licht) . . . . . dass hier eine chemische Wirkung des Lichtes im Spiele ist."

1) Ueber den Einfluss gemischten und farbigen Lichtes auf die Ausscheidung der Kohlensäure bei Thieren. Moleschott's Untersuchungen, Bd. XII, Giessen 1880.

Die ausgesprochenen Sätze über die „chemische" Wirkung des Lichtes und die Wirksamkeit der „chemischen" Lichtstrahlen gründen sich zum Theil auf Versuche an Fröschen, Mäusen, Sperlingen etc., die frei beweglich in einem Cylinder von ca. 650 ccm Inhalt sassen. Diese Untersuchungen berechtigen aber nicht zu den von Moleschott gezogenen Schlüssen. Die Thatsache, dass das Licht Bewegungen anregt, ist jedem geläufig, und nach den Untersuchungen von Speck reichen schon geringe Bewegungen aus, um die CO_2-Ausscheidung erheblich zu steigern. Wie will man darthun, dass die angebliche „chemische" Wirkung des Lichtes nicht dadurch herbeigeführt ist, dass die Thiere im Licht einige Bewegungen mehr gemacht haben, als im Dunkeln, was doch sehr wahrscheinlich ist?

Ich will nun aber zur Besprechung der Versuche Moleschott's und Fubini's übergehen, die durch diese Bemerkungen nicht berührt werden. Um sich von der localen Wirkung der Lichtstrahlen auf thierische Gewebe zu überzeugen, wurde nicht nur die Möglichkeit einer Bewegung der Thiere, sondern auch die Möglichkeit jeder Art von Dispersion des Reizes durch das Nervensystem ausgeschlossen. Die Autoren untersuchten die CO_2-Ausscheidung einzelner aus dem Thier ausgeschnittener Organe und Gewebe. Hierbei ergab sich eine starke Zunahme der CO_2-Abgabe unter dem Einflusse des Lichts. Wir wollen die einzelnen Versuche näher ins Auge fassen.

Am deutlichsten sprechen für eine locale Wirkung des Lichts die Versuche, die Fubini am ausgeschnittenen Gehirn und Rückenmark von Warmblütern gemacht hat. Er schreibt darüber: „Sogleich nach dem Tod der Thiere, deren Wärme rasch abnahm, hier und da sogar um 20° sank, wurden Hirn und Rückenmark so schnell als möglich hergerichtet und gewogen. Die Versuche dauerten 2, 3 und 4 Stunden, je nach der Dauer der Reizbarkeit, der im Thier übrig gebliebenen Nerven, die elektrisch geprüft wurden. Man kann also die Versuche als solche betrachten, die am überlebenden Nervengewebe angestellt wurden. . . . . Sieben, also mehr als die Hälfte aller Versuchsreihen, erstreckten sich über vier Stunden."

Die Kohlensäureausscheidung des Hundehirnes im Licht übertraf die im Dunkeln um 49%! — beide auf Einheit der Zeit und des Gewichts reducirt. Man wird dem Autor nicht darin beipflichten, dass man derartige Versuche als solche betrachten darf, „die am

überlebenden Nervengewebe angestellt wurden." Vielleicht wäre es richtiger den Nachdruck darauf zu legen, dass diese Versuche am absterbenden oder abgestorbenen Nervengewebe angestellt sind.

Weniger constant waren die Ergebnisse der Versuche an ausgeschnittenen Muskeln.

Wir greifen einen beliebigen Versuch heraus, etwa den in Tabelle X a mitgetheilten: „Rana esculenta ohne Haut, ohne Hirn und Rückenmark und ohne Augen."

	CO_2 in 1 Stunde	CO_2 in 1 Stunde	CO_2 in 1 Stunde
4. XI.	Dunkel 0,0056	Licht 0,0037	Dunkel 0,0027
6. XI.	„ 0,0028	„ 0,0080	„ 0,0072.e

Am ersten der beiden Versuchstage ist die Ausscheidung im Dunkeln vermehrt, am zweiten allerdings die im Lichte; allein am zweiten Versuchstage ist auch die Differenz der CO_2-Ausscheidung in den beiden Dunkelversuchen wieder grösser als die zwischen dem Lichtversuch und dem zweiten Dunkelversuch. Dieser Umstand beweist, dass es mindestens nicht allein der Wechsel der Beleuchtung war, der die CO_2-Ausscheidung beeinflusste. Es wird auch angegeben, dass eine Stunde nach Beendigung dieses Versuches die Muskeln des Thieres gänzlich unerregbar gewesen seien. Versuche an ausgeschnittenen Muskeln sind ebenfalls angestellt worden, mit ähnlichem Erfolg wie der hier mitgetheilte. Es ist nun eine Reihe von Bedenken vorhanden, die uns verhindern, aus solchen Versuchen Schlüsse zu ziehen auf die oxydirende Wirkung des Lichtes. Bei der Kohlensäureausscheidung ausgeschnittener Organe, z. B. des Warmblütergehirns, der Muskeln sind nach den Untersuchungen Hermann's[1]) Fäulnisserscheinungen im Spiel; diese machen sich bei Muskeln um so mehr geltend, jemehr dieselben der absoluten Unerregbarkeit sich nähern. In solchem Zustande wurden die Organe, wie aus den Daten Moleschott's hervorgeht, theilweise untersucht. Es wäre also noch der Beweis zu erbringen, dass intakte, lebende Gewebe auf Licht ebenso reagiren wie die in Zersetzung begriffenen. Es ist ferner zu bedenken, dass die Kohlensäureausscheidung solcher Artefacte nicht parallel zu sein braucht, den gleichzeitig stattfindenden Oxydationen. Und endlich hat man in keinem der Versuche die Temperatureinflüsse eliminirt.

---

1) L. Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin 1867.

Ich habe vor zwei Jahren im Laboratorium der landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin ebenfalls Versuche über die locale oxydirende Wirkung des Lichtes angestellt.

Zunächst hatte ich Gelegenheit, mich zu überzeugen dass Versuche an Fröschen mit durchschnittenem Rückenmark für eine so minutiöse Untersuchung ebensowenig ausreichen, wie die Versuche an intakten, frei beweglichen Thieren. Auch vom Rückenmarke, das vom Gehirn getrennt ist, gehen Impulse oft abnormer Art zu den Muskeln und veranlassen dort Contractionen und damit Steigerung der Oxydationen. Ich bestimmte wiederholt die O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung von je zwei durch hohe Rückenmarksdurchschneidung gelähmten Fröschen. Jeder sass in einem besonderen Behälter, der an einen Zuntz'schen Respirationsapparat angeschlossen war. Beide Behälter standen in einem grossen Gefäss mit Wasser, so dass beide Frösche in gleicher Temperatur sich befanden. In einem Falle traten bei dem einen dieser beiden Frösche wiederholt krankhafte Bewegungen in den Extremitäten auf, bei dem andern nicht. Die Bewegungen wurden während des Versuches notirt. Der unruhige Frosch nahm in der gleichen Zeit bei gleicher Temperatur und Beleuchtung für jedes Gramm Körpergewicht über 100 % mehr O auf und gab entsprechend mehr CO_2 ab als der ruhige. Die Versuche von Chassanowitz sind danach, wenn kein Fehler vorliegt, so aufzufassen, dass das Licht beim Frosch von der Haut aus Innervationen im Rückenmark auslöst, die sich dann in kleinen zuckenden Bewegungen oder auch nur in allgemeiner Steigerung des Muskeltonus ausdrücken und zu einer Erhöhung der CO_2-Ausscheidung führen. Aber solche Versuche sagen nichts aus über eine locale Wirkung des Lichtes auf die von ihm getroffenen Gewebe. Nun bietet uns die Natur Objecte, die zur Entscheidung solcher Fragen schon in ihrem natürlichen Zustande sich trefflich eignen; nämlich gewisse Insekten im Zustande der Verpuppung, namentlich Lepidopteren. Die Bewegung ist bei vielen dieser Thiere fast absolut ausgeschlossen. Wir können also hier den Einfluss eines äussern Agens auf den Stoffwechsel prüfen, ohne dass diese Versuche durch die zahllosen Capricen und Zustandsänderungen des Thieres mit Motilität durchkreuzt werden. Die Thiere bieten noch einen zweiten Vortheil. Sie geben fortwährend CO_2 ab ohne kohlenstoffhaltige Nahrung aufzunehmen. In Folge dessen verringert sich ihr Gewicht fortwährend und um so stärker je mehr CO_2 sie abgeben.

Man kann sich leicht von der prompten Zunahme des Gewichtsverlustes mit wachsender Temperatur überzeugen. In Folge dessen ist man in der Lage durch blosse Wägung sich von dem Einflusse äusserer Agentien auf die CO_2-Ausscheidung zu informiren. Zugleich aber steht auch der Weg der direkten Messung der O-Aufnahme und CO_2-Abgabe offen. Beide Methoden benutzte ich um zu prüfen, ob die Belichtung die O-Aufnahme und CO_2-Abgabe dieser Thiere steigert oder nicht. Ich verschaffte mir eine grössere Zahl Puppen von Sphinx Ligustri, Sphinx Euphorbiae, Papilio Machaon und Papilio Podalyrius. Jedes Thier wurde sorgfältig von Staub gereinigt gewogen und in ein besonderes Reagensglas gethan. Die Gläser wurden durch einen weit in das Lumen hineingeschobenen Wattepfropf geschlossen und entweder in ein Becherglas mit hellem Wasser oder mit undurchsichtiger Nigrosinlösung ganz eingetaucht. Das klare Wasser und die Nigrosinlösung hatten genau die gleiche Temperatur. Beide Bechergläser standen entweder vor einem mächtigen nach Norden oder nach Osten gelegenen Fenster, oder im Freien, im Zimmer. Insolation war ausgeschlossen.

Es waren also in beiden Gläsern alle äusseren Bedingungen gleich, mit Ausnahme der Beleuchtung, auf die es ankam. Wäre die Intensität des Gaswechsels rein von den äusseren Bedingungen abhängig, so hätte ich nur darauf zu achten brauchen, ob die belichteten Thiere mehr an Gewicht verlieren, als die beschatteten. Allein die Reaction der einzelnen Thiere auf dasselbe Agens ist verschieden stark. Wenn daher die Gruppe A im Hellen 10 mgr in einer bestimmten Zeit an Gewicht verliert, die Gruppe B bei gleichem Körpergewicht, in gleicher Temperatur, in derselben Zeit im Dunkeln nur 9 mgr verliert, so darf man daraus noch nicht schliessen, dass das Licht den stärkeren Gewichtsverlust bedingte. Die Thiere in Gruppe A könnten ja durch dieselbe Temperatur zu einer lebhafteren CO_2-Ausscheidung veranlasst werden, als die Thiere der Gruppe B. Darüber entscheidet die Umkehr der Beleuchtung. Setzt man jetzt A ins Dunkle, B ins Helle, so wird, wenn das Licht den Unterschied bedingte, die Gewichtsabnahme von A zu der von B nunmehr sich wie 9 : 10 verhalten müssen. Dagegen wird das Verhältniss der Gewichtsabnahme von A und B sich nicht umkehren, sondern konstant bleiben, wie man auch die Beleuchtung ändern mag, wenn

das Licht auf die CO_2-Ausscheidung keinen Einfluss hat. Solche Versuche machte ich nun nicht bloss mit 2 Gruppen, sondern mit 12 Gruppen und den Wechsel der Belichtung nahm ich bei je 2 zusammengehörigen Gruppen nicht nur einmal, sondern in bestimmten bald grösseren, bald kleineren Intervallen den ganzen Winter 85/86 hindurch vor. Dabei ergab sich nun ganz allgemein das Resultat, dass durch die Belichtung die Gewichtsabnahme und — soweit diese ein Maass der Oxydationsvorgänge ist — die Oxydationsprozesse nicht gesteigert wurden. Dagegen war nicht selten die Gewichtsabnahme im Dunkeln relativ stärker, als im Hellen. Vielleicht steht dieser Befund — wenn er kein zufälliger ist — mit der Thatsache in Beziehung, dass die Raupen zu ihrer Verpuppung sich an dunkle Orte zurückziehen und dass möglicherweise das Licht die Metamorphose etwas hemmt. Doch fehlen hierüber noch sichere Angaben. Zur Erläuterung habe ich die kleine Tabelle I am Schlusse dieser Abhandlung beigefügt. Wir wollen, um uns am schnellsten zu orientiren, die Gruppen V und VI dieser Tabelle ins Auge fassen. Die zwischen denselben vertikalen Strichen eingeschlossenen Zahlen geben die in derselben Zeit erlittenen Gewichtsverluste beider Thiere an. Die Zeitbestimmung befindet sich in der ersten horizontalen Linie. Die Zahl auf der horizontalen Linie zwischen V und VI gibt das Verhältniss des Gewichtsverlustes von V zu dem in der gleichen Zeit erlittenen von VI an. Der Beleuchtungszustand ist durch die Bezeichnung Hell und Dunkel angegeben.

Im ersten Versuch befand sich V im Hellen, VI im Dunkeln. V verlor 11 mgr, VI 12 mgr. Der Quotient der Gewichtsabnahme von V und VI ist 0,9. Es überwiegt die Gewichtsabnahme im Dunkeln. Wir setzen V ins Helle, VI ins Dunkle und nun verliert V mehr an Gewicht, so dass der Quotient 1,7 wird. Es findet also wieder der stärkere Gewichtsverlust im Dunkeln statt. Von nun aber bleibt der Quotient constant, wie im ersten Versuch 0,9 —0,9—1,1—1,0—1,0—0,9, d. h. dadurch, dass die Thiere aus dem Finstern ins Helle, oder aus dem Hellen ins Finstere gesetzt wurden, wurde der Gewichtsverlust nicht beeinflusst. In den Fällen, die für einen scheinbaren Einfluss des Lichtes sprachen, fand der stärkere Gewichtsverlust im Dunkeln statt.

Den Gewichtsverlust dürfen wir aber nicht ohne weiteres als einen Ausdruck der Intensität des Stoffwechsels ansehen, weil in demselben die Abgabe von Wasserdampf und möglicherweise von Stickstoff mit einbegriffen ist. Es müssen deshalb noch besondere Bestimmungen der Sauerstoffaufnahme und der Kohlensäureausscheidung unter dem Einfluss des Lichtes angestellt werden.



Die Versuche wurden nach dem Vorschlage des Herrn Professor Zuntz, welcher mich in die Methoden der Gasanalyse eingeführt hat, und dem ich für die liebenswürdige Unterstützung bei der Ausführung insbesondere dieses Theiles der Arbeit zum tiefsten Danke verpflichtet bin, in der folgenden Weise angestellt.

Als Behälter für die Thiere dienten kleine Glascylinder von 6 cm Durchmesser und 15 cm Höhe. Dieselben endigten auf der einen Seite in eine Glasröhre A mit engem Lumen, die durch einen Hahn B verschlossen werden konnte. Auf der anderen Seite wurde der Verschluss des Cylinders durch den passend geschliffenen Glasstöpsel C bewirkt. Derselbe war in seiner Axe von einer Glasröhre D durchsetzt, die mit einem Zweiweghahn E versehen war.

Bevor nun die Thiere eingesetzt wurden, wurde durch die Oeffnung bei O Quecksilber bis über den Hahn eingesaugt, der dann geschlössen wurde. Die Thiere wurden in einem Drahtkörbchen in den Cylinder eingeführt, der Stöpsel C wurde aufgesetzt, und das Innere des Cylinders mittelst des Hahns bei E luftdicht abgeschlossen. Es waren stets zwei solche Cylinder gleichzeitig in Gebrauch. Der eine wurde in ein Becherglas mit klarem Wasser, der andere in die undurchsichtige Nigrosinlösung versenkt. Das Wasser wie die Nigrosinlösung hatten die gleiche Temperatur.

Bei Beendigung des Versuchs wurde ein Quantum Luft aus dem Cylinder in ein Eudiometer übergetrieben. Diese Uebertreibung ging in der folgenden Weise vor sich: Ein Glasrohr mit capillarem Lumen wurde durch einen Gummischlauch mit O ver-

bunden. Glasrohr und Schlauch waren mit Quecksilber gefüllt. Das freie passend gebogene Ende des Glasrohres führte unter die Mündung des in der Quecksilberwanne stehenden Eudiometers. Dann wurde ein mit Hg gefüllter Trichter mit Q verbunden. Der Hahn E stand zunächst so, dass das von Q aufsteigende Quecksilber bei e austreten konnte. Sobald das erfolgte, wurde der Hahn E gegen das Innere des Cylinders geöffnet, und nun drängte das Quecksilber in den Cylinder, ohne dass äussere Luft mit gerissen wurde. Jetzt wurde B geöffnet und eine Probe des im Cylinder enthaltenen Gasgemenges strömte ins Eudiometer. Es konnte immer eine zur Analyse genügende Gasmenge gewonnen werden, ohne dass das Quecksilber zu dem die Puppen enthaltenden Drahtkörbchen emporstieg; diese blieben daher ungeschädigt und konnten sofort zu einem neuen Versuche dienen. Der Procentgehalt des übergetriebenen Gases an O und CO_2 wurde dann mit dem Geppert'schen Apparate bestimmt.

Wie bei Versuchen über den Gewichtsverlust unter dem Einfluss des Lichtes, so wurde auch hier verfahren. Es wurden wieder Doppelversuche angestellt, und es kommt auch hier der Quotient der CO_2-Ausscheidung resp. O-Aufnahme von je zwei zusammengehörigen Thiergruppen in Betracht. Die ersten fünf Doppelversuche sind an denselben Exemplaren von Sphinx Ligustri, Versuch 6 und 7 an denselben Exemplaren von Sphinx Euphorbiae angestellt worden. Die mit I bezeichneten Thiere sassen stets im Cylinder I, dessen Volumen 300,48 ccm betrug. Die mit II bezeichneten Exemplare befanden sich immer im Cylinder II; sein Volumen war 292 ccm. Während nun im 1. Doppelversuch I im Dunkeln und II im Hellen sich befand, war im nächsten II im Dunkeln und I im Hellen und so fort. Es hätte auch hier eine wellenförmige Schwankung im Werthe des Verhältnisses der CO_2-Ausscheidung und O-Aufnahme von Gruppe I zu Gruppe II stattfinden müssen, wenn das Licht einen Einfluss auf die Oxydationsvorgänge gehabt hätte; es hätte dieses Verhältniss grösser werden müssen, wenn I im Hellen, II im Finstern sich befand, und es hätte kleiner werden müssen, wenn I im Finstern und II im Hellen athmete.

Betrachten wir zunächst die fünf Doppelversuche an Sphinx Ligustri (Tabelle II). Während die Versuche 1 und 2 eine Steigerung der Oxydationsvorgänge im Dunkeln ergeben, erfolgt in Versuch 3 ein Umschwung zu Gunsten des Lichtes; in Versuch 4 und 5 übertrifft die CO_2-Ausscheidung von II in gleicher Weise

den von I, obwohl das eine Mal II im Dunkeln, I im Hellen, das andere Mal I im Dunkeln, II im Hellen war.

Ebenso verhielt es sich bei Sphinx Euphorbiae. Trotzdem dass das Gewicht der beiden Thiere angenähert das gleiche ist, verhält sich im ersten Versuch, in welchem Exemplar I im Hellen, II im Dunkeln ist, die CO_2-Ausscheidung von I zu der von II in der gleichen Zeit bei gleicher Temperatur wie 0,93 : 0,40, also ungefähr wie 2 : 1. War diese Verschiedenheit durch die Verschiedenheit der Beleuchtung bedingt? Wir setzen II ins Helle und I ins Dunkel: aber die CO_2-Ausscheidung von I verhält sich trotzdem wieder zu der von II wie 1,60 : 0,78, also wieder wie 2 : 1, trotz der Umkehr der Beleuchtung.

In der letzten verticalen Reihe der Tabelle II findet der Leser die CO_2-Ausscheidung und -Aufnahme in den ersten acht Versuchen pro Gramm Thier und Tag berechnet. In diesen acht Versuchen beträgt das Mittel der im Licht ausgeschiedenen Kohlensäure 0,168 ccm, das Mittel der im Dunkeln ausgeschiedenen Kohlensäure 0,160 ccm; und entsprechend wurde im Licht 0,245 und im Dunkeln 0,237 ccm Sauerstoff aufgenommen. Diesen Zahlen gegenüber wird man nicht behaupten können, dass das Licht durch locale Wirkung auf thierische Gewebe deren Oxydationen steigert.

Fassen wir die Resultate all' dieser Untersuchungen zusammen, so unterliegt es keinem Zweifel, dass durch Vermittlung des Nervensystems Lichtreize im Thiere die Oxydationsvorgänge steigern. Den Ort dieser Steigerung werden wir nach Pflüger[1]) wesentlich in den Muskeln suchen müssen. Wenn das Thier unter dem Einflusse des Lichtes sich bewegen kann, ist das leicht begreiflich. Durch die Versuche von Platen's ist aber dargethan, dass die Steigerung auch stattfindet, wenn das Thier gefesselt ist. Die Mechanik der Oxydationssteigerung durch Wirkung des Lichtes auf das Auge muss demnach eine ebenso scharf entwickelte und präcis functionirende sein, wie die Zunahme der Oxydationen unter dem Einflusse plötzlicher Abkühlung. Dieser Umstand behält seine Bedeutung, auch wenn Speck in seinen Versuchen, die 9 bis 12 Minuten dauerten, diese reflektorische Wirkung hat hemmen können. Vollkommen ist ihm selbst dies nicht gelungen, denn die Lungenventilation war im Licht eine energischere als im Dunkeln. Zur Innervation der Athmung scheint demnach das Auge in besonders enger Beziehung zu stehen, denn auch Christiani hat durch Opticusreizung die Athembewegungen verstärken können. Wenn aber, wie es bei den Puppen der Lepidopteren der Fall

ist, Muskelthätigkeit nicht zum Haushalt des Organismus gehört, so tritt auch die reflectorische Steigerung der Oxydation auf Lichtreiz nicht ein.

Der Gedanke Moleschott's, dass das Licht die Oxydationsvorgänge des Thieres steigert, ist also zweifellos richtig unter der Voraussetzung, dass das Centralnervensystem dabei mitwirkt und die Muskeln des Thieres wirksam sind. Was nun den Angriffsort des Lichtreizes anbelangt, so werden wir denselben bei höheren Wirbelthieren namentlich bei den behaarten mit Pflüger lediglich im Auge suchen müssen. Bei den niederen Thieren hat dagegen, nachdem vereinzelte Beobachtungen schon von Darwin und anderen gemacht waren, V. Graber durch entscheidende Versuche nachgewiesen, dass augenlose Thiere (Regenwürmer und geblendete Tritonen) durch Lichtstrahlen zu Bewegungen veranlasst werden. Die Richtigkeit dieser Angabe kann ich auf Grund eigener Erfahrungen, über die ich noch zu berichten Gelegenheit haben werde, bestätigen. Dieselbe Thatsache hat sich in den Versuchen von Moleschott an geblendeten Fröschen gezeigt, nur hat er einseitig die Kohlensäureausscheidung berücksichtigt, ohne die Bewegung zu beachten. Der Gedanke einer „chemischen“ Wirkung des Lichtes hat ihn irregeleitet. Das schmälert aber nicht sein Verdienst, dass er zuerst nachgewiesen hat, dass das Licht bei Fröschen von der Haut aus reflectorisch die gleichen Wirkungen auszulösen vermag, wie vom Auge aus. Dagegen müssen wir die Vorstellung einer messbaren localen Wirkung des Lichtes auf die Oxydationen in thierischen Geweben, wie es auch Speck schon gethan hat, gänzlich zurückweisen. Die chlorophyllhaltigen Pflanzen, deren Assimilation auf die locale Wirkung der Lichtstrahlen angewiesen ist, sind ausgestattet mit einer im Vergleich zu ihrer Masse enorm grossen Oberfläche. Bei den Parasiten der chlorophyllhaltigen Pflanzen — zu diesen Parasiten gehören auch die Thiere — ist die Oberfläche im Verhältnisse zur Masse klein[1]). So schliesst schon der Bau der Thiere die Möglichkeit einer in Betracht kommenden localen oxydationsanregenden Wirkung des Lichtes aus. Die Natur kann aber auf diese locale Wirkungen des Lichtes beim Thiere verzichten, denn durch Vermittlung des Nervensystems kann das Licht auch von einer minimalen Angriffsfläche aus auf die ganze Masse des Thieres einwirken.

1) J. v. Sachs, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie 1882, S. 65 f. u. S. 444.

Tabelle I.

Gewichtsverlust in Milligramm.

Bezeichnung u. Gewicht des Versuchsthieres.	v. 13. XI.—10. XII.	10. XII.—22. XII.	22. XII. 85—2. I. 86.	2. I.—12. I.	12. I.—30. I.	30. I.—20. II.	20. II.—30. III.	30. III.—27. IV.
I. Sphinx Euphorb. Gewicht bei Beginn des Versuchs 2,560 gr.	Hell 27 Quotient $\frac{I}{II}$=0,7	Dunkel 16 1,4	Hell 19 1, 0	Dunkel 15 0,7	Dunkel 40 0,7	Dunkel 30 0,6	Hell 61,5 0,7	Dunkel 52 0,5
II. Sphinx Euphorb. Gewicht bei Beginn des Versuchs 2,4375 gr.	Dunkel 37	Hell 11	Dunkel 19	Hell 22	Dunkel 56	Hell 50	Dunkel 91	Hell 102
III. Sphinx Euphorb. 2,023 gr.	Hell 18,5 Quot. $\frac{III}{IV}$=1,2	Dunkel 13* 2,0	Hell 15 1,9	Dunkel 8 1,0	Hell 48 2,5	Dunkel 28 1,5	Hell 59 1,9	Dunkel 87 2,0
IV. Sphinx Euphorb. 2,458 gr.	Dunkel 15	Hell 6,5	Dunkel 8	Hell 8	Dunkel 18	Hell 18	Dunkel 32	Hell 44
V. Sphinx Euphorb. 1,765 gr.	Hell 11 Quot. $\frac{V}{IV}$=0,9	Dunkel 7 1,7	Hell 7 0,9	Dunkel 7 0,9	Hell 24 1,1	Dunkel 18 1,0	Hell 37 1,0	Dunkel 28 0,9
VI. Sphinx Euphorb. 1,766 gr.	Dunkel 12	Hell 4	Dunkel 8	Hell 8	Hell 22	Hell 18	Dunkel 36	Hell 30
	v. 3. XII.—16. XII. 85.	16. XII. 85—4. I. 86.	4. I.—18. I.					
P. Machaon I 2,2465 gr.	Hell 11 1,0	Dunkel 17 2,4	Hell 18 2,5					
P. Machaon II 2,575 gr.	Dunkel 11	Hell 7	Dunkel 7					

Tabelle II.

	Bezeichnung der Thiere und Anfangsgewicht derselben.	Dauer des Versuchs.	Beleuchtung.	Procentgehalt der Exspirationsluft an CO_2.	O-Deficit der Exspirationsluft in %.	Respiratorischer Quotient.	Pro Gramm u. Tag (0° u. 760 mm Hg) ccm. CO_2-Production	O-Verbrauch
1	Sphinx Ligustri I 11,037 gr.	7. I.—11. I.	Dunkel	1,08	1,88	0,64	0,0690	0,1279
	Sphinx Ligustri II 11,761 gr.	7. I.—11. I.	Hell	0,90	1,42	0,58	0,0560	0,0883
2	Sphinx Ligustri I	16. I.—22. I.	Hell	3,26	4,85	0,75	0,1478	0,2200
	Sphinx Ligustri II	16. I.—22. I.	Dunkel	4,88	6,35	0,73	0,2023	0,2633
3	Sphinx Ligustri I	27. I.—2. II.	Dunkel	3,99	6,48	0,62	0,1810	0,2938
	Sphinx Ligustri II	27. I.—2. II.	Hell	7,26	10,40	0,70	0,3010	0,4312
4	Sphinx Ligustri I	8. II.—16. II.	Hell	5,02	7,18	0,70	0,1708	0,2442
	Sphinx Ligustri II	8. II.—16. II.	Dunkel	6,07	8,46	0,71	0,1888	0,2630
5	Sphinx Ligustri I	19. II.—	Dunkel	1,64	2,29	0,71		
	Sphinx Ligustri II	19. II.—	Hell	1,88	2,39	0,78		
6	Euphorb. I 7,800 gr	3. III.—6. III.	Hell	0,93				
	Euphorb. II 7,751 gr	3. III.—6. III.	Dunkel	0,40				
7	Euphorb. I	9. III.—12. III.	Dunkel	1,60				
	Euphorb. II	9. III.—12. III	Hell	0,79				

Ueber die Kräfte, welche den respiratorischen Gasaustausch in den Lungen und in den Geweben des Körpers vermitteln.

Von

N. Zuntz.

Ich dürfte mich wohl mit fast allen Physiologen, welche dieser Frage durch eigene Untersuchungen näher getreten sind, in Uebereinstimmung befinden, wenn ich der Meinung bin, dass die Lehre von dem Wechselverkehr der Gase in Blut und Lungenluft eine der durchsichtigsten und best verstandenen auf dem Gebiete der Physiologie ist. — Eine Reihe ausgezeichneter Experimentaluntersuchungen, welche ich an dieser Stelle nicht einzeln zu citiren brauche, bildeten die Grundlage der theoretischen Anschauungen, welche Pflüger in dem Aufsatze: „Ueber die Diffusion des Sauerstoffs, den Ort und die Gesetze der Oxydationsprocesse im thierischen Organismus" (dieses Arch. VI, 43) entwickelt hat. — Es erschien vollkommen bewiesen, dass die Bewegung der Gase im Organismus durch die Gesetze der Diffusion geregelt werde, indem sie von den Orten höherer zu denen niedrigerer Spannung stattfinde, wobei die dissociationsfähigen Verbindungen der Kohlensäure und des Sauerstoffs sich entsprechend den Gastensionen im Plasma bilden resp. zersetzen. Um so überraschender wirkte ein Aufsatz von Prof. Fleischl v. Marxow über „Eine bisher unerkannte Wirkung des Herzschlages" — in welchem er ausführt, dass ein bei der Ausscheidung der Kohlensäure in den Lungen sehr wesentliches Moment bisher übersehen worden; dieses von Fleischl hervorgehobene Moment, diese „bisher unerkannte Wirkung des Herzschlages, ohne welche unser Leben nicht 2 Minuten lang zu erhalten wäre (!)" (l. c. p. 48) soll darin bestehen, dass die Erschütterung, welche das Herz dem venösen Blute vor seinem Eintritt in die Lungen ertheilt, den molecularen Zustand der Gase, welche im Plasma theils absorbirt, theils in lockerer chemischer Bindung sich befinden, derart ändert, dass sie leichter abdunsten, leichter durch die Gefässwand zu der umgebenden Luft diffundiren. Anfänglich hat v. Fleischl nur den „Schüttelstoss" des rechten Ventrikels zur Erklärung der Kohlensäureabdunstung in den Lungen herangezogen, seitdem aber hat er zuerst in Vorträgen, dann in einer ausführlichen Monographie, betitelt: Die Bedeutung des

Herzschlags für die Athmung, (Stuttgart 1887), auch den Schüttelstoss des linken Ventrikels in ähnlicher Weise ausgedeutet. Er sieht in ihm die nothwendige Bedingung der Abgabe von Sauerstoff aus dem Blute an die Gewebe, welche Abgabe voraussetze, dass der Sauerstoff nicht an Hämoglobin gebunden, sondern frei in der Blutflüssigkeit enthalten sei (p. 34). Die Ansicht, dass ein derartiger Stoss, wie er vom sich contrahirenden Herzen dem Blute ertheilt wird, absorbirte und selbst chemisch gebundene Gase frei und beweglicher mache, begründet er auf die experimentelle Erzeugung eines Phänomens, welches meiner Meinung nach nur eine sehr unvollkommene Analogie mit den zu erklärenden Erscheinungen bietet. Dieses Phänomen, ist folgendes: Eine Flüssigkeitsmasse, welche in Berührung mit einem Vacuum an dieses nur sehr langsam und allmählich ihre Gase abgibt, thut dieses viel stürmischer und energischer, wenn sie kurz vorher einen kurzen scharfen Stoss erlitten hat. Die Thatsache ist richtig und die von Fleischl zu ihrer Demonstration angegebenen Experimente gelingen leicht und sind sehr frappant.

Bei allen diesen Experimenten ist aber die erschütterte Flüssigkeit von starren Wänden eingeschlossen und sie wird durch den Stoss eines festen Spritzenstempels erschüttert; ob auch eine in so exquisit elastischen Röhren, wie die Arterien, eingeschlossene Flüssigkeit in gleicher Weise auf den Stoss reagire, bleibt um so mehr zweifelhaft, als v. Fleischl selbst im Aortenbulbus der Fische, der doch nur eine Steigerung der elastischen Dehnbarkeit des Arteriensystems bedeutet, ein Moment sieht, welches bei diesen Thieren den Schüttelstoss unwirksam mache. Aber auch abgesehen von diesem Einwande, erscheint es uns nicht statthaft, die Bedingungen dieses Versuches mit den im circulirenden Blute obwaltenden zu parallelisiren. Dort befindet sich über der Flüssigkeit ein luftverdünnter Raum, hier nicht; dort handelt es sich um eine mehrere Centimeter hohe Flüssigkeitssäule, durch welche das in Bläschenform entbundene Gas zu dem oberhalb befindlichen Vacuum aufsteigt, hier beträgt die Weglänge, welche die Gasmolecüle aus der Axe des Capillargefässes bis zum gasigen Inhalt der Alveole zurückzulegen haben, nur wenige Tausendstel Millimeter.

Die Messungen von Stefan[1]) und Fr. Exner[2]) lehren uns, dass

1) Stefan, Wiener acad. Sitzungsberichte, 2. Abth. LXXVII, 1879.

2) Fr. Exner, Ann. d. Phys. u. Chem. CLV, S. 321 u. 443, 1875.

im letzteren Falle die Zeit, innerhalb welcher das in der Flüssigkeit absorbirte Gas mit dem umgebenden sich in Diffusionsgleichgewicht gesetzt hat, nach Secunden resp. Bruchtheilen solcher zu bemessen ist, während im ersteren Falle der Process Stunden event. Tage erfordert. Hier kann dann der Zusammentritt der Gasmolecüle zu grösseren aufsteigenden Bläschen, welcher durch v. Fleischl's Schüttelstoss in noch nicht genau aufgeklärter Weise bewirkt wird, die Entgasung energisch fördern, während der Schüttelstoss bedeutungslos wird, sobald die Dicke der Flüssigkeitsschicht unter eine gewisse Grenze sinkt — eine Grenze, welche bei der Dicke der Capillargefässe der Wirbelthiere längst erreicht ist. —

Als ich vor 7 Jahren die Physiologie der Athmung in Hermann's Handbuch der Physiologie bearbeitete, stellte ich eine einfache Rechnung an, welche auf Grund der anatomischen Verhältnisse und der von Exner und Stefan gelieferten Daten darthat, dass die Gasausscheidung in den Lungen vollkommen befriedigend aus den bekannten physikalischen Gesetzen zu erklären sei; diese Rechnung ist meines Wissens bisher von keiner Seite angegriffen worden; von Fleischl hat sie nicht beachtet, sie sei darum hier nochmals kurz recapitulirt: Der Luftgehalt der menschlichen Lunge beträgt in mittlerer Athemlage etwa 3400—3700 ccm. Die einzelnen Alveolen, auf welche sich diese Luftmenge vertheilt, haben einen Durchmesser von ca. 0,2 mm, also einen durchschnittlichen Inhalt von 0,004 cmm, eine Oberfläche von 0,126 qmm.

Um die gesammte in der Lunge vorhandene Luftmenge zu fassen, müssen also 725 Millionen Alveolen mit ca. 90 □m Oberfläche vorhanden sein. Durch diese Fläche diffundiren bei ruhigem Athmen in der Minute ungefähr 300 ccm CO_2 und etwa eben so viel Sauerstoff. — Durch den □cm Oberfläche braucht also in der Minute nur die verschwindend kleine Menge von 0,0003 ccm Gas hindurchzutreten. Nun ergeben die Experimente von Exner über die Diffusion durch dünne Lamellen, dass durch den Quadratcentimeter einer Seifenblase, welche als Scheidewand dient, in der Minute 0,6 ccm Luft zu einem anderen indifferenten Gase übertreten. Da nun die Diffusionsgeschwindigkeit der Dichte der Gase proportional ist, genügt eine Spannungsdifferenz von $^1/_{2000}$ Atmosphäre = 0,3 mm Druck, um in der Minute 0,0003 ccm Sauerstoff durch eine solche Scheidewand durchtreten zu machen. — Da ferner die Diffusionsgeschwindigkeit proportional den Absorptionscoefficienten

der Gase in der fraglichen Flüssigkeit und umgekehrt proportional den Quadratwurzeln der specifischen Gewichte sich verhält, ist diese Geschwindigkeit für CO_2 noch etwa 30 Mal grösser, als für Sauerstoff; es bedarf also für CO_2 noch viel winzigerer Triebkräfte resp. Spannungsdifferenzen, um den Uebertritt des Gases aus dem Blute in die Alveolen zu ermöglichen. Die Spannungsdifferenzen dürfen aber noch geringer werden als hier berechnet, da bei der Athmung nur die eine Hälfte des von Exner gemessenen Diffusionsprocesses sich abzuspielen hat. — Exner beobachtete die Zeit, welche nöthig ist, damit das Gas in die Flüssigkeitslamelle auf der einen Seite eintrete und auf der anderen Seite dieselbe wieder verlasse. — Bei der CO_2-Ausscheidung kommt nur die zweite Hälfte dieses Vorganges in Betracht, die CO_2 ist in dem Blute, welches in den Capillaren in einer Schicht von wenigen Tausendstel Millimeter Dicke ausgebreitet ist, bereits vorhanden und braucht nur entsprechend der Spannungsdifferenz zwischen venösem Blute und Alveolenluft auszutreten.

Unterliegt es auch keinem ernstlichen Bedenken, wenn wir die Flüssigkeitslamellen Exner's und die das Capillarnetz der Lungen füllende Blutmasse in Bezug auf die Dicke, also auch in Bezug auf die Schnelligkeit der ablaufenden Diffusionsprocesse als Grössen einer Ordnung behandeln, so gewinnen die Experimente Exner's vielleicht doch für unseren Fall an überzeugender Kraft, wenn wir dieselben am physiologischen Objecte wiederholen. — Ich möchte zu diesem Behufe folgenden von mir seit Jahren als Vorlesungsexperiment benutzten Versuch empfehlen: Man binde den Bronchus einer nur schwach lufthaltigen lebensfrischen Froschlunge ab und versenke die Lunge mit Hülfe des den Bronchus verschliessenden Fadens in einen oben offenen mit CO_2 gefüllten Cylinder. Schon nach einer Minute erscheint die Lunge erheblich aufgebläht, weil die Kohlensäure entsprechend ihrem hohen Absorptionscoefficienten etwa 45 Mal rascher hinein diffundirt, als die atmosphärische Luft heraus. Wenn man statt den Bronchus einfach zu verschliessen, ihn mit einer kleinen Canüle und einem Hahn versieht, kann man den Versuch mehrfach wiederholen, kann auch leicht die in einer bestimmten Zeit eintretende CO_2 genau messen und sich so überzeugen, dass durch die wenigen Quadratcentimeter Oberfläche der Froschlunge mehrere Cubiccentimeter CO_2 in einer Minute hindurch diffundiren. Erwägt man dann noch, dass die Gewebsschicht, welche das Gas passiren muss, um von aussen in die Lunge

zu gelangen, wenigstens doppelt so dick ist, als die Bahn, welche das Gas des normal in diesen Geweben circulirenden Blutes zurückzulegen hat, dann sieht man, dass die Ergebnisse Exner's bei der Erklärung der Athmung unbedenklich verwerthet werden können. Die einfachen Gesetze der Gasdiffusion genügen, daran dürfte nach dem Mitgetheilten kein Zweifel sein, um den respiratorischen Gasaustausch zu erklären; immerhin aber bleibt die Möglichkeit offen, dass die Natur noch ein Übriges gethan habe, und dass der von Fleischl'sche Schüttelstoss als Hülfskraft bei der Athmung mitwirke. — Es liegen Erfahrungen vor, welche eine Kritik dieser Hypothese ermöglichen.

Wie bekannt, lässt sich die Kohlensäureabgabe vorübergehend in eine Aufnahme dieses Gases verwandeln, wenn man ein Gasgemisch athmen lässt, welches an CO_2 reicher ist, als die Alveolenluft.

Die Wirkung des Schüttelstosses müsste sich hierbei so geltend machen, dass die Aufnahme von CO_2 in demselben Maasse erschwert, wie normal die Abgabe erleichtert wird. Davon ist Nichts zu bemerken. Speck theilt (Centralblatt für die med. Wissenschaften 1876 No. 17) eine Anzahl Selbstversuche mit Einathmung CO_2-reicher Luft mit: bei Athmung eines Gemisches mit 11,51 % CO_2 wurden in einer Minute 528 ccm CO_2 ins Blut aufgenommen, während normal etwa 230 ccm CO_2 in derselben Zeit ausgeschieden wurden. Es beträgt die Spannung der CO_2 im normalen menschlichen Blute sicherlich mehr als 3,5 %, übertrifft also um diesen Werth die der eingeathmeten atmosphärischen Luft; während die Spannung des CO_2-reichen Gasgemisches um 8 % über der des Blutes steht. In annähernd demselben Verhältniss wie diese Spannungsdifferenzen stehen die Mengen der einmal abgegebenen, im anderen Falle aufgenommenen CO_2

$$3{,}5 : 230 = 8 : x$$
$$x = 526$$

d. h. die aus der Spannungsdifferenz berechnete Aufnahme von CO_2 stimmt genau überein mit der wirklich beobachteten, die CO_2 wird ganz ebenso leicht durch stärkere Spannung ins Blut hinein getrieben, wie sie bei geringerer aus diesem entweicht; da bleibt für den Schüttelstoss Nichts übrig. — Ich möchte übrigens bei der Complicirtheit der CO_2-Bindung im Blute auf die gefundene Uebereinstimmung keinen allzugrossen Werth legen. Die Belege für die Umkehrbarkeit des respiratorischen Gasaustausches lassen sich aber mannichfach häufen. Es sei hier an die Versuche von Pflü-

ger (dieses Archiv I, S. 103) erinnert. Ein Hund hatte normal 29,8 % CO_2 (0° und 1 m) im arteriellen Blute; nachdem er eine Minute lang ein Gemisch von 70 % O und 30 % CO_2 geathmet 56,8 % CO_2; während in der Norm die CO_2-freie Inspirationsluft den CO_2-Gehalt des Venenblutes um 5,5 % vermindert, hat hier die CO_2-reiche Luft ihn um mehr als 21,5 % erhöht. Eine noch bedeutendere Steigerung, nämlich bis auf 89,6 % CO_2 (0° und 760 mm), beobachtete ich in 1½ Min. bei einem Hunde, welcher ein Gasgemisch mit nur 36,9 % CO_2 einathmete.

Noch zwingender aber als durch diese Zahlen wird von Fleischl's Hypothese durch die bekannten Versuche von Gustav Strassburg (dieses Arch. VI S. 65) widerlegt.

v. Fleischl selbst freilich sucht aus diesen Versuchen Material für seine Hypothese zu gewinnen und widmet ihnen auf Seite 51 bis 62 seines Buches eine ausführliche Besprechung. Strassburg hat bekanntlich, gefunden, dass die Kohlensäure im defibrinirten Blute eine höhere Spannung hat, als im lebenden; v. Fleischl will die Ableitung dieser höheren Spannung aus der doch über jeden Zweifel von mir nachgewiesenen Abnahme der Alkalescenz des defibrinirten Blutes[1]) nicht gelten lassen, sucht vielmehr die Erklärung darin, dass das defibrinirte Blut in einer Kugel heftig geschüttelt wurde, indess die Spannung des lebenden Blutes gemessen wurde, während es ruhig längs des Tonometerrohres hinabfloss. Er argumentirt hierbei folgendermaassen: die Säurebildung gehe mit einer Zehrung von Sauerstoff einher; wenn sie Ursache der erhöhten Tension der Kohlensäure im defibrinirten Blute wäre, müsste gleichzeitig die Tension des Sauerstoffs, der Zehrung entsprechend, niedriger gefunden werden; factisch aber finde Strassburg in einem (!) Versuche (No. XIII) die Spannung der Kohlensäure von 5,95 auf 8,13 % und gleichzeitig die des Sauerstoffs von 4,57 auf 5,33 % gewachsen. Das kommt freilich nur in diesem einen Versuche vor, gleich der folgende Versuch zeigt die O-Tension des defibrinirten Blutes ebenso erheblich herabgesetzt, von 4,27 % auf 3,67 %. — Dies sind die einzigen Daten, auf welche hin von Fleischl Strassburg's Versuche für seine Theorie verwerthet. Er fühlt wohl selbst die Schwäche seiner Position, die um so bedenklicher ist, als Strassburg selbst aus guten Grün-

1) Vergl. Centralbl. f. d. med. Wissenschaft, 1867, No. 51.

den erklärt, dass er auf die Sauerstoffzahlen kein grosses Gewicht lege. v. Fleischl sieht sich deshalb veranlasst die Sauerstoffanalysen Strassburg's gegen ihren eigenen Autor in Schutz zu nehmen. Er glaubt irrthümlich, der Skepticismus Strassburg's beziehe sich auf die Zuverlässigkeit seiner Analysen, während derselbe vielmehr darin begründet ist, dass die ganze Versuchsanordnung geeigneter ist, die **Tension** der Kohlensäure genau zu bestimmen, als die des Sauerstoffs[1]).

Das wird durch ein concretes Beispiel sofort klar werden: Es handle sich um ein venöses Blut, dessen Tension für Kohlensäure und Sauerstoff um 2 % höher liege als die des Tonometergases. Wenn das Volum des letzteren und ebenso das des durchfliessenden Blutes je 100 ccm betrüge, so müsste das Blut, um Spannungsausgleich zu erzielen, je 2 ccm von jedem Gase hergeben; da aber der absolute Gehalt des Venenblutes an Sauerstoff auf etwa 10 %, an Kohlensäure auf 40 % geschätzt werden kann, würde ein derartiger Spannungsausgleich den Sauerstoffgehalt des Blutes um $^1/_5$, den Kohlensäuregehalt um $^1/_{20}$ alteriren — in eben diesem Verhältniss ist die Messung der Kohlensäuretension genauer als die des Sauerstoffs —. Auf letzteren wirken aber ausserdem etwaige Versuchsfehler durch Eindringen atmosphärischer Luft unvergleichlich viel stärker.

Der complicirte Apparat mit seinen zahlreichen Hähnen und den langen vor dem Versuche mit Quecksilber zu füllenden Schlauchleitungen liess immer an die Gefahr denken, es möchten sich den Gasproben geringe Mengen atmosphärischer Luft beimengen. Nehmen wir zur Erläuterung des dadurch zu befürchtenden Fehlers wieder ein Zahlenbeispiel: Es seien 100 ccm Gas mit 5 % CO_2 und 5 % O im Tonometerrohr vorhanden und es erfolge beim Uebertreten ins Eudiometer eine Verunreinigung mit 1 ccm atmosphärischer Luft.

Wir finden dann

$$\text{die Tension der } CO_2 \text{ statt } 5\,\% \text{ zu } \frac{5}{1{,}01} = 4{,}995\,\%,$$

$$\text{„ „ des O „ } 5\,\% \text{ zu } \frac{5 + 0{,}21}{1{,}01} = 5{,}158\,\%.$$

Der Fehler durch Lufteintritt ist also bei den in Frage kom-

1) Da ich als Assistent von Herrn Geh.-Rath Pflüger an der Ausführung sämmtlicher Versuche von Strassburg mich betheiligt habe und die sich daran knüpfenden Erwägungen kenne, bin ich in der glücklichen Lage die Bedeutung der Einwände von Fleischl's würdigen zu können.

menden Tensionen für den Sauerstoff mehr als 30 mal so gross als für die Kohlensäure und darum hat Strassburg ganz Recht, wenn er bei seinen Versuchen, die Bestimmung der Sauerstoffspannung des Blutes für weniger genau erklärt als die der Kohlensäuretension.

Der Versuch von Fleischl's aus Strassburg's Experimenten eine Stütze seiner Theorie zu machen, ist also wenig glücklich gewesen; wir sagten oben schon, dass diese Versuche vielmehr Material zu einer Widerlegung der „Percussionstheorie" liefern. Durchgehends wird der aufmerksame Leser der Strassburg'schen Abhandlung finden, dass arterielles wie venöses Blut dem Tensionsgleichgewicht ebenso energisch durch Abgabe, wie durch Aufnahme von CO_2 zustrebt, dass also keine Wirkung des Schüttelstosses auf die Blutgase nachweisbar ist. Strassburg untersuchte ausserdem die Kohlensäuretension im Blute peripherer Venen, in dem des rechten Herzens und im arteriellen Blute. Das erstere hat keinen Stoss erlitten, ehe es ins Tonometer floss, das zweite einen schwachen im rechten Herzen, dass dritte einen starken im linken Ventrikel.

Dem entsprechend müssten diese 3 Blutarten sich bei den Tensionsbestimmungen derart ordnen, dass das erste seine Kohlensäure am schwersten, das letztere am leichtesten abgäbe, während es sich mit der Aufnahme dieses Gases umgekehrt verhalten müsste. Davon ist nun, wie die folgende aus Strassburg's Angaben berechnete Tabelle lehrt, Nichts zu sehen, vielmehr verhalten sich die beiden venösen Blutarten, das „percutirte" und das „nicht percutirte" vollkommen identisch und das stark erschütterte arterielle Blut zeigt nicht etwa die nach von Fleischl zu erwartende Neigung zur Abgabe von CO_2, vielmehr eine der niedrigeren Tension entsprechende Tendenz CO_2 aufzunehmen. — Die römischen Ziffern in der Tabelle sind die Versuchsnummern Strassburg's.

Herr von Fleischl unterzieht weiterhin an der Hand seiner Theorie die Methode der Blutgasanalyse einer Kritik; er schreibt in Folge eines Missverstehens der Pflüger'schen Angaben über die Unterstützung, welche das Auspumpen eiskalten Blutes durch Schütteln erfährt, dieser Procedur im Allgemeinen eine einschneidende Bedeutung zu; er meint viele Blutgasanalysen hätten falsche Werthe ergeben, weil der Schüttelstoss beim Auspumpen nicht ausgiebig genug zu Hülfe gerufen sei. Hätte er je den hellen Klang beachtet, mit dem das kochende luftfreie Blut im Recipienten der

Nr.	Blut ohne Schüttelstoss aus peripheren Venen: Tensions-differenz	CO_2 vom Blute abgegeben	Tensions-differenz	CO_2 vom Blute aufgenommen	Nr.	Blut mit schwachem Schüttelstoss aus dem rechten Herzen: Tensions-differenz	CO_2 vom Blute abgegeben	Nr.	Blut mit starkem Schüttelstoss aus einer der grossen Arterien: Tensions-differenz	CO_2 vom Blute abgegeben	Tensions-differenz	CO_2 vom Blute aufgenommen
III	2,89	2,02	1,92	2,04	I	>0,7	0,7	III	0,34	0,32	4,47	[illegible]
XI	>1,5	1,2				>2,24	1,95	IV	1,2	0,85	2,7	2,0
XII	>2,0	2,0			II	>0,49	0,49	V			>3,64	[illegible]
XXVI					V	3,4	2,3	VI			2,48	[illegible]
1) u. 2)	0,6	0,3	1,2	0,6	VI	2,9	2,2	VIII a	1,2	0,9	0,7	0,5
XXVII	1,4	1,4	1,75	1,0	VII b	>0,4	0,4	b			2,0	[illegible]
						>4,0	2,0					
					IX	1,6	0,9					
					X	1,9	1,7					
					XI	>1,6	0,9					
					XII	2,0	1,7					

Pflüger'schen Pumpe gegen die Wände schmettert, er hätte wohl diesen Gedanken nicht geäussert; noch weniger hätte er (p. 64) den niedrigen Sauerstoffwerth von Pflüger's Versuch I contra Estor und St. Pierre (dieses Arch. I, S. 286) daraus abgeleitet, dass das Blut aus einem engen Röhrchen langsam ausfloss und „daher eine längere Zeitdauer sich zwischen den letzten Herzstoss, den dieses Blut empfing und seine Auspumpung einschob". Wie bedeutungslos der Herzstoss für das Resultat der Blutgasanalysen ist, dafür liefert die von Pflüger gerade in dem hier besprochenen Aufsatz (p. 288) mitgetheilte grosse Tabelle einen unwiderleglichen Beweis. Die Tabelle ergiebt identische Werthe des Blutsauerstoffs für eine grosse Anzahl theils nach Pflüger's älterer, theils nach Ludwig's Methode ausgeführter Analysen arteriellen Blutes.

Der erstere aber liess das Blut direct aus der Arterie ins Vacuum spritzen, der letztere defibrinirte es und brachte es erst einige Zeit darauf in die Pumpe. Wo bleibt da der von v. Fleischl supponirte Unterschied? In jenem von v. Fleischl citirten Falle giebt Pflüger übrigens eine ausreichende Erklärung des abnorm niedrigen Sauerstoffgehalts von nur 11,1 %; jenes Blut hatte das specif. Gewicht von 1,046, während im Mittel das specif. Gewicht des Hundeblutes 1,060 beträgt. Pflüger hat aber (ds. Arch. I,

p. 75) gezeigt, dass der Hämoglobingehalt, also auch die Sauerstoffcapacität des Blutes dem specifischen Gewichte entsprechend wächst.

Ich glaube mit dem Gesagten die wichtigsten Argumente v. Fleischl's für seine Theorie widerlegt zu haben; was er aus den Temperaturverhältnissen des Blutes in den verschiedenen Körperregionen an Stützen sich zurechtmacht, bedarf wohl keiner eingehenden Erörterungen, da aus seiner eigenen Darlegung hervorgeht, dass diese Verhältnisse derartig complicirt sind, dass eine sehr mannigfaltige Deutung möglich erscheint. Nur auf einen Widerspruch sei noch hingewiesen: v. Fleischl unterscheidet zwischen oxydirtem und arterialisirtem Blute; oxydirt ist für seine Auffassung das Blut der Lungenvene, arterialisirt das der Aorta; im ersteren ist der Sauerstoff an Hämoglobin gebunden, im letzteren ist er frei; in den Capillaren beginnend, in den Venen bis zum rechten Herzen sich vollendend, soll dann allmählich die Wiederverbindung des durch die Percussion freigewordenen Sauerstoffs mit dem Hämoglobin sich vollziehen. Diese Wiederverbindung soll mit der Dunkelung der Farbe Hand in Hand gehen; also nicht der Austritt von Sauerstoff aus dem Blute, nicht die Umwandlung eines Theiles des Oxyhämoglobin in Hämoglobin, sondern die Bildung von Oxyhämoglobin aus Hämoglobin und freiem Sauerstoff bedingt die Dunkelung des Venenblutes nach von Fleischl!! Dass dies seine Auffassung sei, geht besonders deutlich aus seinen Erörterungen über die helle Farbe des aus den Speicheldrüsen kommenden venösen Blutes und dessen nachträgliche Dunkelung hervor. Die helle Farbe soll darauf beruhen, dass beim schnellen Passiren der erweiterten Capillaren der „Percussionszustand“ des Blutes sich erhalten habe; erst nachträglich stelle sich im ausgeflossenen Blute die Verbindung des Sauerstoffs mit dem Hämoglobin wieder her und darauf beruhe die von Cl. Bernard beobachtete rasche Dunkelung solchen Blutes. Wenn aber nur das „percutirte“ Blut hellroth aussehen darf, wie kommt es dann, dass wir keinen Farbenunterschied wahrnehmen zwischen dem Blute der Lungenvenen und dem der Aorta? wie kommt es ferner, dass venöses Blut seine Farbe nicht im Mindesten ändert, wenn wir es in einem Glasrohre über Quecksilber abgesperrt auf's Heftigste schütteln?

Vielleicht hätten wir uns ein detaillirtes Eingehen auf die Einzelheiten des von Fleischl'schen Buches ganz ersparen können;

es ist in der Literatur von Experimenten berichtet, welche zeigen, dass sauerstoffhaltiges Blut auch ohne Schüttelstoss den Organen ihren Sauerstoffbedarf zu liefern vermag, dass dasselbe auch ohne Schüttelstoss deren Functionen erhalten kann; ich will hier nicht jene älteren Experimente nennen, welche darthun, dass der abgeschnittene Kopf wieder Lebenszeichen gibt, sobald ein Strom defibrinirten sauerstoffhaltigen Blutes durch seine Adern geleitet wird, ich will nur an jene grosse Reihe systematischer Durchströmungsversuche erinnern, welche in den letzten Decennien an den verschiedensten „überlebenden" Organen ausgeführt wurden und in welchen der quantitative Nachweis eines regen Sauerstoffverbrauchs der ausgeschnittenen Organe geführt wurde. In vielen dieser Versuche, ich erinnere nur an die von Alex. Schmidt und von Colasanti, war sogar die procentische Sauerstoffabgabe des Blutes an die Gewebe in Folge der verlangsamten Strömung eine grössere als unter normalen Verhältnissen; und doch fehlte jede Spur eines Stosses, das Blut floss gleichmässig unter constantem Druck durch die Organe.

Herr Geh.-Rath Pflüger, welcher die Güte hatte, das Manuscript dieses Aufsatzes durchzulesen, machte mich noch auf folgenden Gesichtspunkt aufmerksam: Wenn durch den Schüttelstoss der gesammte Sauerstoff des Blutes aus der chemischen Verbindung mit dem Hämoglobin abgespalten würde, müsste im arteriellen Blute ein ähnlicher Ueberschuss von freien Gasen enthalten sein, wie er sich im Blut eines Thieres findet, welches aus einer auf die Spannung von etwa 10 Atmosphären comprimirten Luft plötzlich in's Freie gebracht wird. In letzterem Falle aber tritt augenblicklicher Tod durch Gasembolie ein. Der Stoss des linken Ventrikels müsste dieselbe Folge haben, wenn er wirklich den sämmtlichen Sauerstoff des Blutes und dazu den grössten Theil der Kohlensäure in Freiheit setzte.

Ich bin am Schlusse; meine z. Th. mit Geppert z. Th. mit Cohnstein ausgeführten Untersuchungen, welche in diesem Hefte des Archivs publicirt sind, stützen sich vielfach auf die von Pflüger und seinen Schülern ausgebaute Lehre von der Athmung; mit diesen Zeilen bezweckte ich nur zu zeigen, dass dies trotz des Einspruchs von Fleischl's mit Recht geschieht.



Fig. 3a.

Fig. 3b.



Fig. 3c.

Lichtdruck von Sinsel & Co., Leipzig.

Verlag von Emil Strauss, Bonn.

Ueber die Verrichtungen des Grosshirns.

Sechste Abhandlung.

Von

Prof. **Fr. Goltz** zu Strassburg i. E.

Hierzu die Tafel II.

In meinen früheren Abhandlungen (1) und (2) habe ich wiederholt und ausführlich die Frage erörtert, wie weit die nach Wegnahme von Abschnitten des Grosshirns auftretenden Störungen sich zurückbilden. Jede neue Veröffentlichung gab Kunde davon, dass es mir gelungen war, immer grössere Stücke des Grosshirns bei Hunden zu vernichten, ohne das Leben der Thiere zu gefährden. Die gegenwärtige Abhandlung wird weitere Fortschritte in dieser Richtung aufweisen. Beginnen will ich mit der Mittheilung eines Versuches, der, wie ich hoffe, von allen wirklichen Freunden wahrer Forschung gewürdigt werden wird. Es ist mir geglückt, durch fünfzehn Monate ein Thier zu beobachten, welchem ich die ganze linke Hälfte des Grosshirns fortgenommen hatte. Ein Hund kann also mit einer Hälfte des Grosshirns bei völliger Gesundheit weiter leben. Diese mächtige Verstümmelung kann ebenso gut überstanden werden, wie die Ausrottung einer Niere.

Wenn ich dieses Mal meiner Abhandlung einige Abbildungen beifüge, so geschieht dies, um dem Leser einen schnellen Ueberblick über den Umfang der angerichteten Zerstörungen zu ermöglichen.

Die Lichtdrucke sind nach stereoskopischen Photographien angefertigt, welche Herr Professor Ewald mittelst eines von ihm konstruirten Apparates hergestellt hat. Herrn Ewald, sowie den Herren Cramer, Schrader und Koller bin ich ausserdem zu Dank verpflichtet für alle Unterstützung, die sie mir bei Anstellung der Versuche geleistet haben. Die von mir benutzte Opera-

tionsmethode war dieselbe, welche ich auf Seite 454 meiner letzten Abhandlung (Band 34 dieses Archivs) beschrieben habe.

Abtragung einer ganzen Hälfte des Grosshirns.

Der Hund, dessen Gehirn auf Tafel II Fig. 1 abgebildet ist, wurde am 11. Juni 1887 auf der XII. Wanderversammlung der südwestdeutschen Neurologen und Irrenärtzte zu Strassburg lebend vorgestellt und unmittelbar darauf getödtet. Ein Blick auf die Abbildung lehrt, dass die linke Hälfte des Grosshirns so gut wie vollständig fehlt. Von der gesammten Mantelsubstanz ist nur ein kleiner Fetzen von der Grösse eines silbernen Zwanzigpfennigstückes übrig, welcher der grauen Rinde der unteren Fläche des Hinterhauptslappens angehörte. Dieser erweichte Fetzen hängt nur durch wenige Fasern mit dem hinteren Ende des Balkens zusammen und ist sonst ohne jede Verbindung. Ferner ist erhalten das gelberweichte Ammonshorn. Der ganze linke Streifenkörper ist bis auf einen dünnen, bandartigen medialen Rest zerstört, der gleichfalls erweicht ist. Ein grösserer oberflächlich ebenso erweichter Rest ist vom Sehhügel übrig. Die rechte Hälfte des Grosshirns erscheint nach Farbe und Consistenz vollständig gesund. Die mediale Fläche derselben ist nach links hin ausgebuchtet, weil die unversehrte Hirnhälfte sich gegen den leeren Raum ausgedehnt hat, der durch Zerstörung der linken Hälfte entstand. Erwähnt sei noch, dass der linke Pyramidenstrang des Kopfmarks (verlängerten Marks) viel schmäler ist als der rechte.

Die ungeheure Ausdehnung und Tiefe der Verstümmelung liess sich schon am lebenden Thiere wahrnehmen. Drückte man mit den Fingern von oben her auf die Haut über der kolossalen Lücke des Schädeldachs, so hatte man die Empfindung, als wenn die Kuppen der Fingerspitzen den Grund des Schädels berührten.

Diese beispiellos grosse Verstümmelung wurde durch drei Operationen bewirkt, von denen die erste am 11. Dezember 1885, die zweite am 11. Februar 1886 und die dritte am 17. März 1886 stattfand. Selbstverständlich ist nicht alle Gehirnsubstanz, die diesem Thiere fehlte, unmittelbar durch die Operation entfernt worden. Sicherlich wurden erhebliche Mengen der zurückgelassenen Reste nachträglich erweicht und aufgesogen. Wäre das Thier noch länger am Leben gelassen, so hätte zweifellos der Aufsaugungsprocess der erweichten Massen noch weitere Fortschritte gemacht.

Indem ich nun die Beobachtungen schildern will, die ich an diesem Hunde gemacht habe, unterlasse ich es, auf die Erlebnisse einzugehen, die das Thier zwischen den verschiedenen Operationen durchmachte. In meinen früheren Abhandlungen habe ich ausführlich genug beschrieben, welche Störungen unmittelbar nach den Operationen auftreten, und wie weit sich diese allmählich ausgleichen. Ich verweise besonders auf die erste im Mai 1876 erschienene Abhandlung (1). Die nachstehende Beschreibung bezieht sich auf den Zustand, den der Hund in den letzten Monaten vor der Tödtung darbot, nachdem also ein Zeitraum von mehr als einem Jahr nach der letzten Operation verflossen war.

Der kleine Hund hat einen sehr entstellten Kopf, da ihm ausser der linken Hälfte des Schädeldachs auch das linke Auge fehlt. Ausserdem fällt auf, dass er mit dem erhaltenen rechten Auge einen anrufenden Menschen nicht gehörig fixirt. Sieht man hiervon ab, so macht das Thier im Uebrigen den Eindruck eines ganz gesunden, wohlerzogenen Hundes. Lockt man ihn, so kommt er freundlich mit dem Schwanze wedelnd heran und lässt sich streicheln. Geht man schnell fort, so folgt er laufend oder selbst in Sprüngen. Gelegentlich begrüsst er einen neuen Ankömmling mit freudigem Gebell. Fremde Hunde, die ihm lästig fallen, weist er mit Knurren zurück. Giebt man ihm ein Stück Fleisch, so verzehrt er es mit demselben Geschick, wie ein unversehrter Hund. Einen Knochen weiss er mit den Pfoten fest zu halten, verwerthet dabei die rechte Vorderpfote aber nicht so zweckmässig wie die linke. Er kann sich auch auf den Hinterfüssen stehend an einem Tische emporrichten, wobei er sich indess mit der rechten Vorderpfote weniger gut aufstützt als mit der linken. Wird der Hund sich selbst überlassen, so läuft er im Zimmer umher, sich bald nach rechts, bald nach links wendend. Bei längerer Beobachtung nimmt man wahr, dass er häufiger nach links ausbiegt. Hat er besondere Veranlassung einem Gegenstande zu folgen, lockt man ihm z. B. mit einem Stücke Fleisch, das man ihm vor die Nase hält, so kann das Thier sich auch nach rechts in kleinem Kreise herumdrehen. Wie Loeb (4) S. 267 schon angiebt, werden die Drehbewegungen nach der linken verletzten Seite hin mit viel grösserer Leichtigkeit und Geschwindigkeit ausgeführt. Sehen wir von dieser Bevorzugung der Drehbewegungen nach links ab, so werden alle Ortsbewegungen wie Gehen, Laufen und Springen

von diesem Hunde ähnlich wie von einem ganz unversehrten Thier vollzogen. Auch der aufmerksame und geübte Beobachter vermag kaum einen Unterschied im Gebrauche der beiderseitigen Gliedmaassen bei diesen Bewegungen aufzufinden.

Dagegen ist es leicht festzustellen, dass die Empfindung in der ganzen rechten Körperhälfte bei ihm herabgesetzt ist. Drückt man ihm die Vorderpfote rechts, so bedarf es einer grösseren Kraft, um ihm eine Schmerzensäusserung zu entlocken, als wenn man ihm die linke Vorderpfote drückt. Kein Punkt seiner Haut ist aber ohne Empfindung. Stärkeren Druck, oder gar das Stechen mit einer Nadel, beantwortet er stets durch Abwehrbewegungen, Schmerzensschreie und endlich durch Beissen, welche Stelle der rechten Körperhälfte man auch angreifen mag.

Dass der Hund durch mässige Tastreize, welche die Haut seiner rechten Körperhälfte treffen, nicht zu irgend welcher Handlung veranlasst wird, kann man sehr überzeugend durch folgenden Versuch darthun: Bläst man einem unversehrten Hunde mittelst einer feinen Röhre irgendwo gegen die behaarte Haut, so bemerkt das Thier dies sofort und sieht sich verwundert um. Diese Erfahrung benutzte ich zur Prüfung des Tastsinns. Ich wählte eine kleine Kautschukbirne, die mit einer feinen Canüle versehen war. Durch Zusammenpressung der Kautschukbirne erzeuge ich einen feinen Luftstrom, der, gegen die Haut des Menschen gerichtet, eine Mischung von Berührungsempfindung und von Kälteempfindung erzeugt. Blase ich nun mit Hilfe dieser kleinen Vorrichtung dem Hunde, der die linke Halbkugel des Grosshirns verloren hat, irgendwo zwischen die Haare seiner rechtsseitigen Gliedmaassen oder auch der Rumpfhaut, so beobachtet er dies gar nicht. Blase ich dagegen mit derselben Kraft gegen die symmetrischen Hautpunkte der linken Körperhälfte, so sieht der Hund sich sofort nach links um und sucht sich auch durch Bewegung des ganzen Körpers dem lästigen, überraschenden Reize zu entziehen. Weniger bequem anwendbar ist das beschriebene Verfahren, um die Abstumpfung der Empfindung im rechten Ohr nachzuweisen. Das Innere der Ohrmuschel ist nämlich so hochgradig empfindlich, dass auch auf der rechten Seite ein mässig starker und feiner Luftstrom genügt, um die Aufmerksamkeit des Thieres und Aeusserungen des Unbehagens zu erregen. Die Abstumpfung des Wärmesinns geht auch daraus hervor, dass der Hund sich nicht scheut,

gelegentlich mit den rechtsseitigen Pfoten in kaltem Wasser stehen zu bleiben, während er die linksseitigen Pfoten sofort heraushebt, sowie er mit ihnen zufällig in Wasser tritt.

Die Abstumpfung des Tastsinns auf der rechten Körperhälfte kann ferner dargethan werden durch den auf Seite 87 meiner Abhandlungen (1) beschriebenen Fallthürversuch. Lässt man, während der Hund mit der rechten Vorder- oder Hinterpfote auf der Fallthür steht, diese sinken, so sinkt die Pfote mit, und das Thier merkt dies erst spät. Steht dagegen eine der linksseitigen Pfoten auf der Fallthür, so zieht der Hund alsbald die Pfote aus dem Loche, so wie man die Fallthür herabsenkt.

Hitzig hat bekanntlich angegeben, dass ein Hund mit Zerstörung der sogenannten motorischen Centren linkerseits sich die Gliedmaassen der rechten Seite in beliebige unbequeme Lagen bringen lässt, ohne deren Stellung zu verbessern. Er leitet diese Erscheinung von einem Verluste des Muskelbewusstseins ab. Ich habe nachgewiesen, dass die von Hitzig beschriebene Störung sehr vergänglicher Natur ist. Schon wenige Tage nach einer gründlichen Zerstörung des gyrus sigmoideus ist die Erscheinung weniger auffällig, und nach einigen Wochen lässt es sich der Hund durchaus nicht mehr gefallen, dass man ihm eine Gliedmaasse in unbequemer Weise lagert. Unser Hund, dem die ganze linke Halbkugel des Grosshirns fehlt, zieht die rechte Vorder- oder Hinterpfote sofort wieder an den Leib, wenn man sie so weit abzieht, dass dadurch unangenehme Dehnungen der Haut, der Muskeln und Gelenkbänder erzeugt werden. Der Hund ist also im Sinne von Hitzig im Besitz von Muskelbewusstsein auch im Bereich der rechten Körperhälfte, obwohl ihm die angeblichen Centren für diese Fähigkeit gänzlich fehlen.

In seiner letzten gedruckten Mittheilung (3) schweigt Hitzig von den Centren für das Muskelbewusstsein. Er legt jetzt das höchste Gewicht darauf, dass nach Wegnahme der sogenannten motorischen Zone eine dauernde „Lähmung der isolirten intentionellen Bewegung“ auf der gekreuzten Seite eintritt. Zu meiner Genugthuung hat Hitzig mit dieser Gedankenrichtung Pfade beschritten, die ich ihm selbst gebahnt habe. Schon in meiner ersten Abhandlung (1) S. 30 habe ich eine Fülle von neuen Thatsachen bekannt gemacht, aus denen hervorgeht, dass ein Hund, der eine grosse Verletzung der linken Halbkugel überstanden hat,

die Benutzung der rechten Pfote als Hand vernachlässigt. Das Thier putzt sich den Kopf nur mit der linken Vorderpfote. Es langt nach einem Knochen nie mit der rechten Pfote. Verscharrt es den Knochen, so benutzt es wieder nur die linke Vorderpfote. War der Hund vor der Operation abgerichtet, beide Pfoten auf Befehl zu reichen, so giebt er nach Zerstörung der linken Halbkugel des Grosshirns nur noch die linke Vorderpfote. Wenn Hitzig auf diese Thatsachen Werth legt und deren Kreis durch neue Versuche erweitert, so kann ich damit nur zufrieden sein. Wenn er aber behauptet, dass diese Art von Lähmung, wie er sie nennt, nach vollständiger Wegnahme des gyrus sigmoideus eine dauernde sein müsse, so irrt er darin. Es kann nicht in Betracht kommen, dass er selbst keine Erfahrungen über eine Ausgleichung jener Lähmung gemacht hat. Auch ich habe in vielen Fällen beobachtet, dass die Benutzung der sogenannten gelähmten Pfote als Hand eine höchst unvollkommene blieb. Seite 461 Band 34 dieses Archivs gebe ich ausdrücklich an, dass nach tiefer und sehr grosser Zerstörung der motorischen Zone links der Hund es nur in seltenen Fällen lernt, die rechte Pfote zu reichen. Ebenda hebe ich hervor, wie ein solches Thier für immer die Schwäche behält, dass es bei Festhaltung eines Knochens mit den Pfoten die rechte Pfote ungeschickter verwerthet. Es war also genügend durch mich festgestellt, dass eine Vernachlässigung im Gebrauch der rechten Pfote nach einer Verstümmelung des linken Grosshirns zurückbleibt. Eine dauernde Lähmung der willkürlichen Bewegungen der einzelnen Gliedmaassen habe ich dagegen nur ausnahmsweise beobachtet, und solche Ausnahmsfälle sind aus oft erörterten Gründen für die Lösung der in Rede stehenden Frage gar nicht brauchbar. Es kann eben nicht darauf ankommen, ob nach einem Eingriffe hie und da eine Lähmung zurückbleibt. Darauf allein kommt es an, ob sie zurückbleiben muss.

Unser Hund, dem die ganze linke Hälfte des Grosshirns fehlt, ist auch für die Entscheidung dieser Streitfrage besonders werthvoll. So lange ich nur sagen konnte, dass die Störungen im Gebrauch einer einzelnen Pfote sich einige Zeit nach der Wegnahme der erregbaren Zone grossentheils ausgleichen, konnte man immer den Verdacht aussprechen, dass ich doch noch ein Restchen der erregbaren Zone irgendwo übrig gelassen habe, das aus seinem Versteck heraus mir den Possen spiele, alle verloren gegangenen

Funktionen zu übernehmen. Bis zum Ueberdruss habe ich die Widersinnigkeit dieser Verdächtigungen nachgewiesen, aber das hat mir nichts geholfen, denn wo es die Rettung von Centren gilt, nimmt man es weder mit der wissenschaftlichen Wahrheit noch mit der Logik sehr genau. Wer nun das Gehirn unseres Hundes betrachtet, wird zugeben müssen, dass keine Vermessungskunst und keine sonstigen Künste es fertig bringen können, zu leugnen, dass diesem Hunde der gyrus sigmoideus und die ganze übrige erregbare Zone links gefehlt hat. Dieser Hund hat aber die Pfoten der rechten Seite noch zu einzelnen Handlungen benutzt. Oben habe ich bereits angegeben, dass das Thier noch die Fähigkeit besitzt, einen Knochen mit beiden Vorderpfoten wie mit zwei Händen festzuhalten, wenngleich es die rechte Pfote nicht so geschickt dabei verwerthet wie die linke.

Weit beweiskräftiger aber ist die folgende mehrfach wiederholte Beobachtung: Der Hund befindet sich in der Regel in einem Käfig, dessen Gitterstäbe einander so nah sind, dass das Thier seinen Kopf nicht durch die Lücken hindurchzuzwängen vermag. Ich liess nun unmittelbar vor dem Gitter in gleicher Höhe mit dem Fussboden des Käfigs ein wagerechtes Brett anbringen. Auf das Brett werden Fleischstücke gelegt. Der Hund riecht das Fleisch, steckt die Schnauzenspitze zwischen die Stäbe und versucht die Bissen mit den Zähnen zu erreichen. Da ihm dies aber nicht gelingt, streckt er bald die linke, bald, doch seltener, die rechte Vorderpfote durch die Lücken des Gitters, fasst die Fleischstücke, zerrt sie in den Käfig und verzehrt sie. Es kann also nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass dieser Hund im Stande ist, die rechte Vorderderpfote für sich allein oder gemeinschaftlich mit der anderen willkürlich als Hand zu benutzen.

Der Hund war vor der Operation nicht abgerichtet, die Vorderpfote auf Befehl zu reichen. Es konnte also in diesem Falle auch nicht geprüft werden, ob ihm diese Fertigkeit nach dem Eingriff dauernd abhanden gekommen sei. Dass dem so hätte sein können, zweifle ich nicht; denn ich bestreite ja durchaus nicht, dass eine dauernde B e e i n t r ä c h t i g u n g in der Verwerthung der rechten Vorderpfote nach Wegnahme der linken Halbkugel zurückbleibt. Es sei ferne von mir, zu behaupten, dass die linke Hälfte des Grosshirns umsonst da ist. Was ich beweisen wollte und bewiesen habe, ist, dass der Fortbestand der rechten

Grosshirnhälfte genügt, um zweckmässige, offenbar willkürliche Einzelhandlungen der linken Vorderpfote zu ermöglichen.

Derselbe Satz gilt auch für die Hinterpfote. Männliche Hunde haben bekanntlich die Gewohnheit, beim Harnen gegen einen Eckstein ein Hinterbein zu erheben. Schon früher habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass ein Hund, der eine grosse Zerstörung der linken Grosshirnhälfte ertragen hat, in der ersten Zeit nach dem Eingriff beim Harnen sich so stellt, dass er das linke Hinterbein erhebt. Nach einigen Wochen lernt er es wieder, bei diesem Geschäft auch das rechte Hinterbein in der Luft zu lassen. Dies trifft nun auch für unsern Hund ohne linkes Grosshirn zu. Er hebt gelegentlich beim Harnen die rechte Keule hoch empor.

Uebrigens kann ich die Idee Hitzig's, die Ortsbewegungen so scharf von den willkürlichen Bewegungen einzelner Körpertheile trennen zu wollen, keine glückliche nennen. Zergliedert man den Vorgang der Innervation bei zielbewussten Ortsbewegungen, so kommt man bald zu dem Ergebniss, dass auch bei diesen eine ganz besondere Anspannung gewisser Muskelgruppen unter dem Einfluss des Willens statthaben muss. Halte ich z. B. dem Hunde ein Stück Fleisch vor, und verlocke ich ihn durch Herumführung des Fleischstücks sich in kleinem Kreise nach rechts herumzudrehen, so ist zu dieser zielbewussten zweckmässigen Ortsbewegung eine genau berechnete Innervation bestimmter Muskelgruppen nöthig, deren Quelle ein Willensakt ist. Ich vermag nun nicht abzusehen, worin der wesentliche Unterschied zwischen diesem Willensakt und demjenigen liegen soll, durch welchen gewisse Muskeln einer einzelnen Gliedmaasse in Bewegung versetzt werden. Mit meiner Auffassung steht auch in Einklang, dass diejenigen operirten Thiere, welche wie unser Hund die Benutzung der linksseitigen Gliedmaassen bevorzugen, sich lieber nach links drehen, als nach rechts.

Schiff glaubt, dass bei Thieren mit verstümmeltem Grosshirn nur der Tastsinn geschädigt ist, während die übrigen Qualitäten der Hautempfindung keine Abschwächung erfahren sollen. Ich habe dargethan, dass eine solche schroffe Scheidung der Tastempfindungen von den übrigen Hautempfindungen nicht zulässig ist. Schiff's Beobachtungen waren richtig aber nicht vollständig. Diejenigen Thiere mit Verletzung des Grosshirns, welche auffällig unempfindlich gegen Tastreize sind, verhalten sich zugleich auch

stumpf gegen Temperaturreize und gegen Schmerz erregende Druckwirkungen. Hitzig begeht auf dem Gebiete der Bewegungserscheinungen einen analogen Missgriff, wie Schiff auf dem Gebiete der Empfindungsvorgänge; wenn jener auf Grund unvollständiger Beobachtungen die Ortsbewegungen als ganz unversehrt ansieht bei Hunden, die gleichzeitig eine Lähmung der isolirten intentionellen Bewegung haben sollen.

Wie zu erwarten ist, hat unser Hund mit halbem Grosshirn ferner eine sehr ausgeprägte Sehstörung dauernd zurückbehalten. Nach der letzten Operation vermochte der Hund mit Hilfe des einzigen rechten Auges, das er noch besass, einzelne hingeworfene Fleischstücke nicht zu finden. Später lernte er allmählich Fleischstücke erkennen, die sich in der linken Hälfte seines Sehraumes befanden. Sein Zustand näherte sich mehr und mehr dem, welchen Loeb in seiner gediegenen Arbeit über die Sehstörungen nach Verletzung der Grosshirnrinde (Band 34 dieses Archivs) als Hemiamblyopie beschreibt. Es besteht aber jetzt noch d. h. 9 Monate nach der letzten Operation keine reine Hemiamblyopie, sondern eine Mischung von Hemiamblyopie und Wahrnehmungsschwäche. Auch in dem Abschnitt des Sehraumes, in welchem es gelernt hat, Fleischstücke zu erkennen, nimmt das Thier andere Gegenstände nicht wahr, auf welche ein normaler Hund lebhaft reagirt. Bedroht man z. B. den Hund mit einer dicken Keule, die man unmittelbar vor seinem Auge in den verschiedensten Richtungen auf- und niederschwingt, so antwortet das Thier mit keiner Bewegung, welche als Aeusserung von Furcht gelten könnte. Ebenso wenig verräth der Hund Angst, wenn sich ihm ein Mensch in ungewöhnlichem Aufputze nähert. Stösst man mit dem Finger oder einem spitzen Gegenstande gegen sein Auge, ohne dieses zu berühren, so bleiben die Lider völlig unbewegt und ebenso der ganze Kopf. Aufs sorgfältigste habe ich mich davon überzeugt, dass das Thier den stossenden Finger auch dann nicht beachtet, wenn sich derselbe auf der rechten Hälfte seiner Netzhaut abbildet. Berührt man die Wimpern oder gar das Auge selbst mit dem Finger, so schliesst der Hund sofort das Auge und zieht den Kopf zurück. Einem Fremden kann man leicht vortäuschen, dass der Hund stockblind sei, wenn man, wie geschildert, zeigt, dass das Thier keinerlei bedrohende Bewegungen wahrnimmt. Als ich ähnliche Versuche bei Gelegenheit des Londoner internationalen Kongresses anstellte

und zeigte, dass ein dort vorgestellter Hund keine Notiz davon nahm, wenn ich ihn noch so lebhaft mit geschwungener Peitsche bedrohte, hörte ich die Aeusserung, dass ich den Hund vielleicht durch Abrichtung so weit gebracht habe. Der Hund wisse eben sehr gut, dass er keine Prügel bekomme, und deswegen könne er so gelassen die geschwungene Peitsche betrachten. Ich muss das Lob, dass ich im Stande wäre, einen Hund mit so ausgedehnter Verstümmelung des Grosshirns für Schaustellungen abzurichten, ablehnen. Wer Thiere zu beobachten versteht, weiss, dass sie wie auch der Mensch rein reflektorisch vor bedrohenden Bewegungen zurückschrecken, auch wenn sie aus Erfahrung wissen, dass sie keine Misshandlung zu gewärtigen haben. Junge Hündchen, die noch nie Schläge gekostet haben, verkriechen sich zusammengekauert in eine Ecke, wenn man sie mit der geschwungenen Peitsche bedroht. Wenn mir jemand mit der Spitze eines Messers gegen das Auge fährt, so kostet es eine grosse Ueberwindung und Anstrengung, nicht mit den Wimpern zu zucken, wenn ich auch die feste Ueberzeugung habe, dass eine Verwundung des Auges nicht beabsichtigt wird. Unser Hund mit halbem Grosshirn kann unmöglich Anlass zu einer so grossen Willensanstrengung haben. Wenn bei ihm gleichwohl der Lidschluss bei Bedrohung mit der Messerspitze ausbleibt, so liegt also jene schwere Sehstörung vor, die ich 1876 zuerst beschrieb und später Hirnsehschwäche nannte. Dass das Thier nicht blind ist, geht, abgesehen davon, dass es sogar gelernt hat, Fleisch durch das Gesicht wahrzunehmen, ferner daraus hervor, dass es beim Laufen alle Hindernisse mit Sicherheit vermeidet und dem vorangehenden Menschen nacheilt. Die Pupille seines Auges ist stark erweitert. Auf grellen Lichtreiz zieht sie sich kräftig zusammen.

Der Leser, welcher meine früheren Arbeiten kennt, wird eine grosse Aehnlichkeit in dem Verhalten dieses Thieres mit denjenigen finden, welchen ich den grössten Theil des linken Grosshirns durch Wasserdruck herausgespült hatte (1) S. 15. Die damals beobachteten Hunde lernten es nicht mehr, Nahrungsmittel durch das Gesicht zu erkennen. Wahrscheinlich lag dies daran, dass ich die einzelnen Operationen zu rasch aufeinander folgen liess. Aus gleichem Grunde wohl entgingen mir damals die Erscheinungen der Halbsichtigkeit, die Munk zuerst fand, dessen Angaben dann durch Loeb berichtigt wurden.

Wie oben geschildert, weichen die Beobachtungen an dem Hunde mit halbem Grosshirn in manchen Punkten ab von den Ergebnissen der sehr sorgfältigen Untersuchungen Loeb's. Dies kann nicht überraschen, wenn man berücksichtigt, dass Loeb's Hunde weder so tiefe noch so ausgedehnte Zerstörungen hatten. Uebrigens hat Loeb selbst schon Fälle geschildert, in denen die von ihm zuerst genau beschriebene Hemiamblyopie in eigenthümlicher Weise mit Wahrnehmungsschwäche verquickt war. (5) S. 67 und 68.

Unser Hund mit halbem Grosshirn ist nicht ganz frei von Hörstörungen. Schreit man ihn mit möglichst lauter Stimme an, so stutzt er wohl und hört auf, mit dem Schwanze zu wedeln, aber er macht keine Fluchtbewegung, während unversehrte Hunde, auf gleiche Weise angebrüllt, entsetzt davonlaufen. Es scheint also, dass er nicht mehr in dem Maasse Gehörseindrücke wahrnehmen und verstehen kann, wie vor der Verletzung. Schmeichlerischen Zurufen ist er zugänglich, indem er herankommt und mit dem Schweife wedelt.

Ob und wie weit Riechsinn und Schmecksinn bei diesem Hunde gelitten haben, liess sich nicht feststellen.

Alle diejenigen, welche dieses Thier gekannt haben, bevor es eine Einbusse am Gehirn erlitten hatte, geben übereinstimmend an, dass der Hund in Folge der Operationen versimpelt ist. Er zeigt nicht mehr die alte Lebhaftigkeit und Munterkeit, die ihm eigen war, als er noch ein unversehrtes Hirn besass. Damals hatte er auch die Neigung, mit seinen Genossen zu spielen. Jetzt knurrt er sie unwirsch an, sobald sie sich ihm nähern. Gegen Menschen ist das Thier freundlich geblieben, wie schon oben erwähnt wurde. Ein Fremder, der den Hund nicht in gesunden Tagen gekannt hat, wird kaum eine Herabsetzung der Intelligenz bei ihm wahrnehmen können, sondern urtheilen, dass das Thier nicht dummer scheint, als viele Hunde mit unangetastetem Gehirn. Aus guten Gründen habe ich es unterlassen, zu prüfen, wie weit die Intelligenz des Hundes gesunken ist. Es wäre z. B. nicht schwer gewesen, das Thier in irgend eine unangenehme Lage zu versetzen und zuzusehen, welches Maass von Klugheit der Hund anwenden würde, um sich aus der Verlegenheit zu ziehen. Solche Versuche sind aber, wie ich aus vielen Erfahrungen weiss, nicht unbedenklich. Thiere mit verstümmeltem Grosshirn verfallen sehr leicht

in Krämpfe, sowie sie sich aufregen. Ihr Nervensystem ist in einem sehr labilen Gleichgewicht und muss vor jeder Erschütterung sorgfältig bewahrt werden. Hat man erst einmal einen epileptischen Krampfanfall durch mangelnde Vorsicht veranlasst, so reihen sich an diesen neue Anfälle, und das Leben des Thieres wird gefährdet. Da es mir aber zunächst vor Allem darauf ankam, grundlegende Beobachtungen darüber anzustellen, wie weit Bewegung und Empfindung durch Wegnahme einer Hälfte des Grosshirns geschädigt werden, so vermied ich alle gewagten Aufregungen des Hundes. So glückte es, den Hund in gesundem Zustande durch so lange Zeit am Leben zu erhalten.

Die wichtigsten Thatsachen, welche wir gefunden haben, sind folgende:

Ein Hund, dem die linke Hälfte des Grosshirns fehlt, kann alle seine Muskeln willkürlich bewegen. Das Thier zieht es aber, wenn es die Wahl hat, vor, die Muskeln der linken Körperhälfte anzuspannen. Es dreht sich lieber nach links als nach rechts, benutzt lieber die linke als die rechte Pfote. Es scheint ihm eine grössere Anstrengung zu verursachen, wenn es darauf angewiesen ist, die rechtsseitigen Gliedmaassen oder die rechtshin wirkenden Muskeln des Kopfes und des Rumpfes in Thätigkeit zu versetzen.

Ein solcher Hund hat eine abgestumpfte Empfindung in der rechten Körperhälfte.

Sein Gesichtssinn ist gestört. Auf dem rechten Auge ist eine Mischung von Hemiamblyopie und Hirnsehschwäche nachzuweisen.

Die Intelligenz ist herabgesetzt.

An diesen so eingehend beschriebenen Fall reihen sich eine Anzahl anderer, die sich ihm an Tiefe und Ausdehnung der Verstümmelung und in Bezug auf die Dauer der Beobachtung nähern.

Im September 1885 stellte ich bei Gelegenheit der Naturforscherversammlung in Strassburg einen Hund vor, welchem durch vier Operationen die Rinde der linken Halbkugel zerstört war. Die letzte dieser Operationen hatte am 6. Mai 1885 stattgefunden. Der Hund wurde nach der Vorstellung getödtet. Der verewigte v. Gudden, welcher so freundlich war, die anatomische Untersuchung des Gehirns zu übernehmen, veröffentlichte vor seinem tragischen Tode folgende dieses Thier betreffende Notiz. S. 14 des Separatabdrucks (6): „Zu diesen beiden Hunden kommt der von Herrn Professor Goltz demonstrirte, bei dem die Grosshirn-

rinde der linken Seite mit einziger Ausnahme des hinteren Theiles des lobus olfactorius fortgenommen war."

Auch dieser Hund zeigte keine Spur der Lähmung irgend eines Muskels. Zur Erheiterung der versammelten Naturforscher hob er bei der Vorstellung das rechte Hinterbein und harnte gegen die Wand. Das Thier hatte eine Neigung beim Umherlaufen sich nach links zu drehen. Lockte man ihn aber mit einem Fleischstücke nach rechts, so wusste er die Wirbelsäule so trefflich nach rechts herum zu krümmen, dass er das an der Schwanzwurzel befindliche Fleischstück mit den Zähnen erfasste. (Neben allen übrigen Fühlsphären fehlte ihm die Rumpfsphäre links vollständig!) Die rechtsseitigen Gliedmaassen bewegte er etwas plumper als die linksseitigen. Kein Punkt seiner Haut war ohne Empfindung. Dieses Thier hatte die von Loeb zuerst genau beschriebene Hemiamblyopie auf beiden Augen und bot keine Zeichen von Hirnsehschwäche dar.

Eine Abschwächung der Intelligenz war bei ihm kaum zu bemerken.

Hier ist ferner zu erinnern an den Hund, dessen Gehirn auf Tafel III Nr. 5 meiner Abhandlungen (1) abgebildet ist, und dessen Verhalten im Leben ich Seite 151 geschildert habe. Die Störungen waren bei diesem Hunde, der den grössten Theil der Rinde des linken Grosshirnlappens eingebüsst hatte, äusserst geringfügig.

Endlich gehören hier noch her alle die Fälle, in denen ich die linke Hälfte des Grosshirns durch die Spülmethode zerstörte, welche in meiner ersten Abhandlung beschrieben sind.

Als ich damals diese Fälle veröffentlichte, äusserte ich mein Erstaunen darüber, dass ich die schulgemässen Lähmungen der Bewegung und Empfindung vermisste, welche durch die Ausspülung so vieler Centren hätten entstehen müssen, wenn die Anhänger der kleinen unbeschriebenen Centren Recht hätten. Man war schnell bereit mit der Ausrede, meine Methode sei völlig unbrauchbar, sei viel zu roh, zur Zerstörung der Centren ganz ungenügend, da ich ja offenbar überall Reste der neuentdeckten Centren habe stehen lassen. Die Ungereimtheit dieser Ausflüchte habe ich oft genug gegeisselt. Ich will sie hier durch ein neues Gleichniss deutlich machen. Wenn ich einen Schrotschuss auf eine Scheibe abgebe, welche eine Landkarte darstellt, die viele kleine Staaten und Städte enthält, so werde ich die Karte an vielen Stellen durch-

löchern. Da und dort wird ein Ländchen durch viele Schrotkörner getroffen, fast völlig vernichtet sein. In anderen Staaten der Landkarte werden nur einzelne Städte durch das Blei ausgelöscht, andere endlich werden vielleicht völlig unverletzt geblieben sein. Gesetzt ich gebe nun einen zweiten Schrotschuss auf ein zweites Exemplar derselben Landkarte ab, und ich vergleiche nachher die beiden zerschossenen Landkarten, so ist es undenkbar, dass die Löcher der einen Scheibe sich mit denen der anderen decken. Selbst wenn ich bei beiden Schüssen gleich richtig gezielt habe, werden die Verletzungen sehr ungleich sein. Aehnlich ungleich müssen die Verletzungen sein, die ich an dem Gehirn zweier Thiere anrichte, wenn ich bei einem jeden derselben Trepanlöcher an dem Schädel anbringe und einen Strom von Wasser durch das Gehirn schicke. Bestünde nun, was behauptet wird, das Gehirn aus einer Mosaik von kleinen umschriebenen Centren, so müsste in jedem Falle die Summe der Störungen eine andere sein, da nicht anzunehmen ist, dass der Wasserstrom jedesmal genau dieselben Centren wegschwemmt. Letzteres konnte um so weniger geschehen, als ich keineswegs Bedacht nahm, bei den verschiedenen Versuchen die Trepanlöcher immer an derselben Stelle anzulegen. Ich fand nun, dass die Folgen einer Durchspülung der linken Hirnhälfte immer merkwürdig ähnlich waren, und durfte demgemäss behaupten, dass meine Erfahrungen zu der neuen Lehre, dass das Grosshirn aus kleinen umschriebenen Centren bestehe, nicht stimmen. Ausserdem fand ich, dass die Verfechter der neuen Centren noch in einem anderen Punkte irrten. Sie behaupteten nämlich und diesmal im Einklange mit dem von ihnen sonst befehdeten Flourens, dass Verletzungen des Grosshirns keine dauernden Störungen hinterlassen. Ich zuerst bewies, dass dies unrichtig ist. Nach jeder umfänglichen und tiefen Verletzung des Grosshirns bleiben dauernde Störungen zurück. Das letztere wird jetzt allgemein anerkannt, ohne dass man sich dabei meiner Führerschaft erinnert. Meine Widerlegung der Annahme kleiner umschriebener Centren wurde indess immer von Neuem mit dem Hinweis auf die stehengelassenen Restchen bezweifelt oder verworfen.

Ich ging inzwischen meinen eigenen Forschungsweg weiter. Wenn ich mich überzeugt hatte, dass die Annahme kleiner umschriebener Centren den Thatsachen widerspreche, so brauchte darum doch die Lehre von Flourens, dass die Substanz des Grosshirns

überall gleichwerthig sei, nicht unanfechtbar zu sein. Ich prüfte, welche Folge die Wegnahme der einzelnen Lappen des Grosshirns habe und fand, dass die Vernichtung der vorderen Abschnitte des Grosshirns erheblich andere Störungen nach sich zieht als die Vernichtung des Hinterhauptslappen. Ich konnte also auch in dieser Richtung Flourens' Sätze berichtigen. Statt mir dafür Dank zu zollen, haben die Verfechter der Hirncentren mich der Fahnenflucht geziehen. Es sei meines Amtes, jede Lokalisation zu leugnen. Wenn ich jetzt also eine gewisse Lokalisation zugebe, so leiste ich, wurde mir gesagt, feierlich Abbitte für begangene Sünden. Darauf erwidere ich, dass ich keinen anderen Beruf habe, als den, die Wahrheit zu erforschen und zu bekennen. Ich habe auch genug Bewährtes geschaffen, als dass ich mich scheuen sollte, begangene Irrthümer zurückzunehmen. In diesem Falle habe ich aber gar nichts zurückzunehmen. Die Annahme kleiner umschriebener Centren halte ich heute für widersinniger als je. Mir aber zuzumuthen, dass ich meine eigenen Entdeckungen über Folgen der Zerstörung ganzer Lappen des Grosshirns deswegen verheimlichen sollte, weil das ja auch eine Art von Lokalisation sei, das ist einfach komisch. Die Erforschung der Verrichtungen der einzelnen Hirntheile ist eine uralte Frage. Viele haben sich daran versucht, und Viele geirrt. Diejenigen, welche mit Hilfe des galvanischen Stromes Centren entdecken wollen, mögen ihrer Neigung folgen, und wenn dabei in Zukunft weniger Widerspruchsvolles herauskommt, soll es mir lieb sein. Die Herren dürfen aber nicht so thun, als wenn sie gewissermaassen die Lokalisation des Gehirns gepachtet haben. Wenn Andere auf anderen Wegen eine andere Lokalisation finden, so ist das kein Zugeständniss, sondern eine Berichtigung.

Ich kehre zur Besprechung der Fälle, in denen eine Zerstörung einer ganzen Hälfte des Grosshirns statthatte, zurück. Wenn es nunmehr feststeht, dass die nach einer wiederholten Durchspülung der linken Grosshirnhälfte zurückbleibenden Störungen im Wesentlichen dieselben sind wie diejenigen, welche nach vollständiger Ausrottung derselben Grosshirnhälfte zu beobachten sind, so darf man schliessen, dass die nach den Durchspülungen im linken Grosshirn zurückgelassenen Reste von keiner erheblichen Bedeutung für die Herstellung der Funktionen sein können. Aber selbst wenn ich von diesen Fällen absehe, so genügt die eine aus-

führlich beschriebene Beobachtung zur Widerlegung einer ganzen Zahl von aufgestellten Behauptungen. Wir haben festgestellt, dass ein Hund, dem die linke Grosshirnhälfte fehlt, noch alle seine Körpertheile willkürlich bewegen kann und von allen Punkten seines Leibes aus zu Handlungen veranlasst werden kann, die nur als Folgen bewusster Empfindung gedeutet werden dürfen. Damit sind unvereinbar alle diejenigen Konstruktionen von Centren, welche voraussetzen, dass jede Grosshirnhälfte einzig denjenigen bewussten Bewegungen und Empfindungen dient, welche die gekreuzte Körperhälfte betreffen.

Die Rumpfsphäre, die Bellsphäre und alle übrigen Fühlsphären nebst ihrem Anhang von Rindengefühllosigkeit und Rindenlähmung sind nun endgiltig beseitigt. Diese Art von Centren waren todtgeborene unreife Früchte.

Hitzig hat mit seinen Centren schon manche Wandlungen vorgenommen, um sie lebensfähig zu erhalten. Er gibt jetzt zu, dass diese Centren keine festumschriebene Begrenzung haben. Er nimmt die Verbesserung von Exner und Paneth an, dass die Centren bunt durcheinander gewürfelt sind. Seinen Centren werden weitere Wandlungen nicht erspart bleiben. In seiner letzten Mittheilung sagt Hitzig (3) S. 7: „Ich will hiermit die Möglichkeit der Restitution der isolirten Innervation des Vorderbeins durch Eintritt der gleichnamigen Hemisphäre oder der Nachbarschaft des verletzten Gyrus sigmoïdeus nicht bestreiten. In meinen Versuchen hat sich aber die Nothwendigkeit, diese Erklärung heranzuziehen, noch nicht gezeigt.“ Es war vorsichtig, sich so auszudrücken; denn diese Nothwendigkeit ist wirklich da.

Unter den Vorkämpfern der modernen Lokalisation der Grosshirnrinde ist Luciani derjenige, welcher am meisten Unbefangenheit bewahrt hat. In seinem Buche, das kürzlich in deutscher autorisirter Uebersetzung erschienen ist (7), bemüht er sich redlich, der von ihm vertretenen Lehrmeinung eine solche Form zu geben, dass sie allen begründeten Thatsachen gerecht wird. Die von ihm konstruirten Rindencentren sind ausserordentlich gross. Sie überlagern einander in solchem Umfange, dass ein recht erheblicher Theil der Hirnrinde alle möglichen Centren enthält. Dieser Abschnitt der Rinde stellt also gewissermaassen ein Grosshirnstück dar, welches alle Eigenschaften in sich vereinigt, die Flourens dem Grosshirn zuschrieb. Ich kann mich für diese

Hypothese mit ihren grossen verwaschenen Sphären nicht erwärmen, gebe indess zu, dass sie sich vor der Hand nicht widerlegen lässt. Dagegen hat Luciani in einem sehr wesentlichen Punkte sich entschieden geirrt. Er glaubt nämlich, dass die von ihm angenommene sensomotorische Sphäre lediglich mit der gekreuzten Körperhälfte zusammenhängt. Um nun zu erklären, wie es möglich ist, dass die Funktionen dieser Sphäre nach einseitiger Zerstörung derselben wiederkehren, nimmt er an, dass die sensomotorischen Centren durch die subkortikalen Ganglien, nämlich den Streifenkörper und den Sehhügel ersetzt werden (S. 241 u. f.). Diese Hypothese ist jedenfalls nicht ausreichend; denn wir haben gesehen, dass bei unserem Hunde mit halbem Grosshirn ausser der gesammten Mantelsubstanz auch der Streifenkörper und der grösste Theil des Sehhügels links zerstört ist. Luciani wird schwerlich sich darauf berufen wollen, dass auch noch ein dünner erweichter Rest des geschwänzten Kerns übrig ist. Thäte er dies, so würde ich ihn auf meine nächste Abhandlung verweisen, in welcher ich darthun werde, dass man bei Hunden sogar den einen Grosshirnstiel durchschneiden kann, ohne dass darum eine dauernde Lähmung der Bewegung oder eine Aufhebung der Empfindung in der einen Körperhälfte zu folgen braucht.

Die dauernde Einbusse an Funktionen, welche ein Hund mit halbem Grosshirn zeigt, ist überraschend gering. Es kann mir nun selbstverständlich nicht einfallen, aus dieser Thatsache schliessen zu wollen, dass die linke Hälfte des Grosshirns, als sie noch da war, auch überraschend wenig Verrichtungen vorstand. Wenn Luciani in seinem Buche mir vorhält, dass meine Deutung der Ausfallserscheinungen zu einer so paradoxen Schlussfolgerung berechtigen könnte, so hat er sich geirrt. Es mag ja sein, dass ich wohl daran gethan hätte, bei der Definition des Begriffs der Ausfallserscheinungen noch ausdrücklich darauf hinzuweisen, dass wir die Möglichkeit einer Stellvertretung durch gleichwerthige Organe immer in Rechnung ziehen müssen. Dass ich aber diesen Punkt nicht etwa ausser Acht gelassen habe, lehren zahlreiche Stellen in meinen Abhandlungen. Man vergleiche z. B. S. 109 (1), wo ich mich damit einverstanden erkläre, dass gleichwerthige Abschnitte des Gehirns einander ersetzen können. „Der erhaltene Rest stärkt sich durch Uebung und die Funktion ist wieder da.“ Ich erinnere

dann als Beispiel an die Vergrösserung, welche die andere Niere erfährt, nachdem die eine ausgeschält wurde. S. 123 (1) habe ich denselben Gegenstand ausführlicher besprochen. Ich bin also auch jetzt durchaus nicht in Verlegenheit, die überraschend schnelle Herstellung der wichtigsten Funktionen nach Vernichtung einer ganzen Hälfte des Grosshirns zu erklären. Das Thier besitzt noch gleichwerthige Gehirnsubstanz genug, um durch erhöhte Thätigkeit derselben die Einbusse einigermaassen zu decken. Jede Hälfte des Grosshirns, das geht aus meinen Versuchen klar hervor, muss mit sämmtlichen Muskeln des Körpers durch Nervenbahnen verknüpft sein, und ebenso ist sie mit allen empfindlichen Punkten beider Körperhälften in Verbindung. Es scheint aber, dass die nervösen Leitungsbahnen zwischen jeder Grosshirnhälfte und der gekreuzten Körperhälfte bequemere sind als die zwischen gleichnamiger Hirn- und Körperhälfte. Ist nun das Thier z. B. nur noch auf die rechte Grosshirnhälfte angewiesen, so kann es die rechtsseitigen Gliedmaassen nur unter grösserer Willensanstrengung benutzen, weil die Widerstände in den Leitungsbahnen zwischen dem rechten Hirn und den gleichnamigen Gliedmaassen grösser sind. Dieselbe Auseinandersetzung ist für die Erklärung der rechts abgestumpften Empfindung giltig. Mit dieser Auffassung schliesse ich mich im Wesentlichen an Loeb an, der dieselbe Frage ausführlich behandelt hat (4) S. 290.

Wenn ich annehme, dass die eine Grosshirnhälfte für die vernichtete andere Hälfte eintreten kann, so bleibt nun weiter zu ermitteln, ob jeder beliebige Theil der zerstörten Hälfte durch einen beliebigen Theil der anderen ersetzt werden kann, oder ob vielleicht bloss symmetrische Stücke für einander einzutreten vermögen. Der Lösung dieser Aufgabe kann man meiner Meinung nach durch methodische Ausrottungsversuche näher treten. In den nächsten Abschnitten dieser Abhandlung wird einiges Material in dieser Richtung geliefert werden.

Man könnte aber auch den Versuch vorschlagen, mit Hilfe der elektrischen Reizung den stellvertretenden Abschnitten in der unversehrt gebliebenen Hirnhälfte nachzuspüren. Stellt man sich auf den Standpunkt, dass ein sogenanntes motorisches Centrum durch die elektrische Reizung sich verrathen muss, so ist zu erwarten, dass die elektrische Reizung der rechten erhaltenen Hirnhälfte neue Erfolge haben muss, sobald die rechte Halbkugel nach

Untergang der linken neue ihr bis dahin fremde Verrichtungen übernommen hat. Z. B. muss man erwarten, dass schwache elektrische Reizung der sogenannten Vorderbeinregion rechts, die für gewöhnlich zunächst nur Zuckungen des linken Vorderbeins hervorruft, einige Zeit nach Zerstörung der linksseitigen Centren sofort Zuckungen beider Vorderbeine veranlasst, da doch das einzige am Leben gebliebene Vorderbein-Centrum nun für seinen untergegangenen Genossen mit einstehen muss. Ich habe keine Lust gehabt, solche Versuche zu machen, weil sie längst mit negativem Erfolge angestellt sind. Die Reizungserfolge bleiben dieselben, ob man nun an einem bis dahin unversehrten Thiere arbeitet, oder ob man ein Thier vor sich hat, das vor längerer Zeit die symmetrischen sogenannten Centren einbüsste. In erster Linie zucken immer nur die Muskeln der gekreuzten Gliedmaassen. Erst bei intensiverer Reizung zucken auch die gleichnamigen Gliedmaassen, und dann lässt auch der allgemeine epileptische Anfall nicht lange auf sich warten. Der Versuch also mit Hilfe der elektrischen Reizung dahinter zu kommen, wo und wie die Stellvertretung einer Halbkugel durch die andere besorgt wird, ist ein vergeblicher gewesen.

Als Anhang zu diesem Abschnitt will ich noch einige Worte über die Folgen einer Operation hinzufügen, deren zerstörende Wirkung nicht die ganze linke Hälfte des Grosshirns umfasst, sondern sich nur auf die sogenannte motorische Zone einer Seite beschränkt.

Hitzig sagt in seinem letzten Aufsatz (3) S. 8: „Herr Goltz argumentirt nun bekanntlich seit langer Zeit mit einzelnen Fällen, in denen sich ungeachtet gänzlicher Fortnahme des Gyrus sigmoideus und grösserer Partien des Vorderhirns einer Seite alle Störungen vollkommen verloren haben sollen u. s. w.“

Hitzig begeht mit dieser Angabe einen mir unbegreiflichen Irrthum. In meiner letzten Abhandlung Seite 461 im 34. Bande dieses Archivs gebe ich ausdrücklich an, dass die Störungen bis auf geringe Spuren aber nicht vollkommen zurückgehen. Unter den zurückbleibenden Störungen führe ich unmittelbar darauf an, dass der Hund nach einer links vollzogenen Operation dauernd die rechte Pfote beim Festhalten eines Knochens ungeschickter verwerthet. Hitzig, der ähnliche Beobachtungen nach mir gemacht hat, hätte also, statt einen angeblichen Widerspruch mit mir zu betonen, sich begnügen können mit der Aussage, dass er meine

Beobachtungen bestätigt hat. Dass ich auf das Wort „Bestätigung" Werth lege, habe ich schon einmal zu bemerken Anlass gehabt (1) S. 125.

Der ganze Unterschied zwischen meinen und seinen Erfahrungen besteht darin, dass er ein grösseres Maass von Störungen nach Wegnahme des Gyrus sigmoideus zurückbleiben sah. In dieser Beziehung halte ich aus oft erörterten Gründen meine Versuche für beweiskräftiger. Wenn Hitzig, wie schon oben besprochen wurde, leugnet, dass Hunde nach Verlust der sogenannten motorischen Zone links nicht mehr die rechte Vorderpfote als Hand benutzen, so habe ich dies schon berichtigt indem ich mittheilte, dass sogar ein Thier, das die ganze linke Hälfte des Grosshirns verloren hat, noch die rechte Vorderpfote als Hand zu einzelnen Handlungen verwerthen kann. Viel leichter ist solches nachzuweisen bei Hunden, die bloss die motorische Zone der einen Seite einbüssten, weil bei diesen die Intelligenz kaum getrübt ist. Ich empfehle, folgenden Versuch zu machen.

Hunde riechen bekanntlich Fleisch auch dann noch gut, wenn es mit einer mehrere Centimeter dicken Schicht Erde oder Kies bedeckt ist. Legt man Stücke Pferdefleisch auf den Boden einer grossen Schale und füllt man darüber Kies, so wird ein Hund, dem man die Schale vorsetzt, alsbald das Fleich wittern, mit den Vorderpfoten herausgraben und verzehren. Macht man diesen Versuch mit einem Hunde, dem die linke sogenannte motorische Zone fehlt, so sieht man, dass das Thier ausschliesslich mit der linken Vorderpfote das Fleisch herausgräbt, während es auf den drei übrigen Pfoten steht. Ich hielt nun einem solchen Hunde, der bis dahin nur die linke Pfote zum Graben benutzt hatte, diese fest. Zunächst versuchte er sich frei zu machen. Als ihm dies aber nicht gelang, benutzte er plötzlich die bis dahin vernachlässigte rechte Vorderpfote und scharrte sich mit ihr die begehrten Fleischstücke heraus. Diesen Versuch habe ich seitdem unzählig oft wiederholt und ihn vielen Besuchern meines Instituts gezeigt. Der Versuch lehrt recht eindringlich, dass die Vernachlässigung der einen Pfote in solchen Fällen nicht aus einer Lähmung abzuleiten ist, sondern nur so zu erklären ist, dass das Thier einer besonderen Anstrengung bedarf, um die angeblich gelähmten Gliedmaassen zu bewegen. Hat der Hund die freie Auswahl, so verwendet er die Pfote, deren Bewegung ihm die bequemste ist. Nur im Nothfall

lässt das Thier sich herbei, eine Anstrengung aufzuwenden. Das von Loeb in seiner Abhandlung (4) treffend durchgeführte Prinzip der kleinsten Anstrengung kann bei diesem Versuch recht schlagend zur Erklärung verwerthet werden.

In einer später zu veröffentlichenden Arbeit werde ich zeigen, dass sich Versuche von gleicher Beweiskraft auch bei Affen anstellen lassen.

Wegnahme grosser symmetrischer Abschnitte der vorderen Hälfte des Grosshirns.

In meiner letzten Abhandlung im 34. Bande dieses Archivs Seite 467 habe ich die dauernden Störungen, welche ein Hund mit symmetrischer Vernichtung der sogenannten motorischen Zone darbietet, so genau beschrieben, dass ich hier mich darauf beschränken kann, wenige Worte zur Erläuterung der auf Tafel II Figur 2 befindlichen Abbildung beizufügen. Das daselbst in photographischer Treue abgebildete Gehirn gehörte einem Hunde an, der durch zwei Operationen am 1. August 1884 und am 23. Oktober 1884 die dargestellte Verstümmelung erfahren hatte. Am 13. März 1885 wurde das Thier getödtet, so dass es also fast vier Monate nach der letzten Operation beobachtet worden ist. Dieser Hund zeigte in hohem Maasse die von mir beschriebenen Erscheinungen einer stetigen krankhaften Unruhe. Aus dem Käfig gelassen, raste er so lange in ungestümem Galopp im Zimmer oder auf dem Hofe umher, bis er aufs äusserste ermüdet war. Warf man ihm, während er hungrig war und umherlief, einzelne Fleischstücke zu, so eilte er wohl auf diese zu und leckte daran, liess sich aber nicht die Zeit, sie aufzulesen, sondern stürmte weiter fort. In seinem Käfig zur Ruhe gekommen, vermochte er selbständig zu saufen und zu fressen, verfuhr dabei aber äusserst unbeholfen. Ebenso waren die Bewegungen seiner Gliedmaassen ausserordentlich ungeschickt. Er konnte einen zugeworfenen Knochen nicht festhalten. Seine ganze Körperhaltung war eine unsichere. Er stolperte leicht und glitt auf schlüpfrigem Boden leicht aus. Die Wirbelsäule vermochte er nach rechts wie nach links so vortrefflich zu krümmen, dass er ein an der Schwanzwurzel befindliches Stück Fleisch mit der Schnauze erreichte. In der Beobachtungszeit zwischen der ersten und zweiten Operation konnte dieser Hund noch jede Vorderpfote auf Befehl reichen. Er gab die rechte sogar leichter, obwohl die

erste Operation links stattgefunden hatte. Nach der zweiten rechts ausgeführten Operation lernte der Hund es nicht mehr, die Pfoten auf Befehl zu reichen. Das Thier war noch wachsam und bellte mit lauter Stimme. Mit anderen Hunden befasste er sich nicht. Gegen den Menschen war er freundlich, liess sich gern streicheln und schien sogar neidisch, wenn man anderen Hunden in seiner Gegenwart Liebkosungen erwies. Trotz reichlichster Fütterung magerte der Hund fortgesetzt ab. Ein hartnäckiger Hautausschlag (Eczema) beförderte den Kräfteverlust, so dass er getödtet werden musste.

In den ersten Wochen nach der zweiten Operation waren die Störungen bei diesem Thiere ausserordentlich schwer. Der Hund war ausser Stande zu fressen und musste künstlich gefüttert werden. Die Ortsbewegungen waren sehr plump und unsicher. Das Bewusstsein war lange Zeit getrübt. Ich habe nun die Erfahrung gemacht, dass die Summe der Störungen, welche man in den ersten Tagen nach einer grossen Verstümmelung beider Halbkugeln beobachtet, derjenigen Summe von Störungen ähnelt, welche nach einer bei weitem umfangreicheren Verstümmelung dauernd zurückbleibt. Was man in den ersten Tagen sieht ist wie ein Spiegelbild dessen, was man sehen würde, wenn man ein Thier mit viel grösserem Substanzverlust dauernd am Leben erhielte. In den ersten Tagen setzen sich eben die Störungen zusammen aus Ausfallserscheinungen und Nebenwirkungen, und die Summe dieser kann gleich sein den reinen Ausfallserscheinungen nach einer viel grösseren Verletzung. Diese Erfahrung habe ich insbesondere nach symmetrischen Zerstörungen der vorderen Abschnitte des Grosshirns bewährt gefunden. Ungeheure und tiefe Ausschaltungen in diesen Lappen setzen dauernde Störungen, die man nach kleineren Verletzungen derselben Gegend nur wenige Tage beobachtet.

Ich werde jetzt Beobachtungen schildern, die ein Thier betreffen, das dauernd die schwersten Störungen zeigte, die ich überhaupt je gesehen habe.

Der in Rede stehende Hund war am 11. Januar 1886 links und am 24. Februar desselben Jahres rechts operirt worden. Er starb $2^1/_2$ Monate danach am 9. Mai nach allgemeiner Abmagerung von Eczem bedeckt.

Das Gehirn dieses Hundes ist auf drei Figuren Taf. II 3 a, b, c, dargestellt, einmal von oben her gesehen und in zwei Seitenansichten. Die

Zerstörung ist rechts umfangreicher, weil sich in Folge einer ausgedehnten Blutergiessung an die zweite Operation ein Erweichungsprozess anschloss, der nachträglich den grössten Theil der von dem Eingriff verschont gebliebenen Rinde des rechten Hinterhauptslappens und Schläfenlappens vernichtete. Links war der ganze Hinterhauptslappen und der grösste Theil des Schläfenlappens wohl erhalten, von durchaus normaler Farbe und normaler Consistenz. Man bedarf keiner Messungen und keiner Schnitte um festzustellen, dass diesem Hunde $2^1/_2$ Monate hindurch die sogenannte motorische Zone auf beiden Seiten gefehlt hat. Nach der Munkschen Hirnkarte, welche mit Vorliebe in den Lehrbüchern wiedergegeben wird, hat der Hund noch ein Stückchen des medialen Endes der linken Fühlsphäre des Auges aus dem Untergang aller übrigen Fühlsphären gerettet.

In seinem Verhalten glich dieser Hund in den letzten Wochen vor seinem Tode in vielen Punkten demjenigen Thiere, welches ich S. 134 meiner Abhandlungen (1) beschrieben habe. Ich bezeichnete das damals beobachtete Thier als einen fressenden und saufenden Automaten. Der jetzt zu schildernde Hund stand noch um eine Stufe tiefer. Er konnte nicht mehr saufen, sondern nur noch lecken. Feste Nahrung nahm er von der letzten Operation ab bis zu seinem Tode freiwillig nicht mehr zu sich. Er musste künstlich gefüttert werden. Ich lege auf die von mir zuerst gemachte Beobachtung, dass symmetrisch vorn operirte Thiere schwere Störungen bei der Aufnahme der Nahrung zeigen, hohen Werth. Mit dieser Beobachtung glaube ich eine Thatsache gefunden zu haben, die weit schlagender als die ungenügenden Versuche der Anhänger der Centren dafür spricht, dass die Masse des Grosshirns nicht überall gleichwerthig ist. Hunde, denen die Hinterhauptslappen symmetrisch in grösster Ausdehnung zerstört wurden, zeigen nämlich diese Fressstörungen nicht. Hitzig (3) S. 5 meint die Bedeutung dieser Fressstörungen darin zu finden, dass er sie in eine Kategorie mit der Störung bringt, dass die Thiere die einzelne Pfote nicht mehr wie eine Hand benutzen. Er sieht nämlich das Wesen der Erscheinung darin, dass die Thiere nicht mehr willkürlich den Kopf an die Nahrung heranzubringen vermögen. In der Physiologie wie in jeder Erfahrungswissenschaft ist es äusserst misslich, über Beobachtungen Anderer zu urtheilen, die man selbst gar nicht kennt. Hitzig hat die Fressstörungen nie

gesehen, aus dem einfachen Grunde, weil er so wenig wie irgend einer seiner Meinungsgenossen jemals einen Hund mit symmetrischer tiefer Zerstörung der sogenannten motorischen Zone am Leben erhalten hat. Dass ein solcher Hund Störungen in der Bewegung des Kopfes hat, habe ich S. 474 des 34. Bandes dieses Archivs beschrieben. Diese Störungen reichen aber für sich nicht aus, um die Unfähigkeit der Aufnahme fester Nahrung zu erklären. Der Hund ist nämlich, wenn die Fressstörung hochgradig ist, auch dann unfähig, Fleisch zu fressen, wenn ihm gar keine Kopfbewegungen zugemuthet werden. Täglich wurde bei unserem Hunde der Versuch wiederholt, ihn durch geeignete Kunstgriffe dazu zu bringen, dass er wieder lerne, von selbst zu fressen. Es wurde ihm der Kopf in einen Napf voll Milch hineingetaucht, so dass die Nase von der Flüssigkeit bedeckt war. Das Thier prustete und beleckte sich danach die Nase. Die einmal eingeleiteten Leckbewegungen wurden dann benutzt, um ihm etwas Milch beizubringen. Der Kopf des Hundes wurde nämlich so weit der Oberfläche der Milch genähert, dass die zum Lecken hervorgebrachte Zunge die Milch streifen musste. Wir versuchten nun, die Aufnahme fester Nahrung gewissermaassen zu erschleichen, indem wir den in Leckbewegungen begriffenen Kopf schnell in einen anderen Napf steckten, welcher mit kleingeschnittenen Stücken Pferdefleisch gefüllt war. Der Hund hatte nur nöthig, das Maul zu öffnen, um es sofort mit Fleisch gefüllt zu erhalten; aber diese Bewegung erfolgte nicht. Auch wenn die zum Belecken der Nase ausgestreckte Zunge über das Fleisch hinfegte, die Gelegenheit zum Schmecken des Bissens also gegeben war, that das Thier freiwillig nie das Maul auf, um einen Bissen zu erhaschen. Wir mussten ihm täglich mit den Händen die Kiefer öffnen und ihm die Fleischstücke tief ins Maul legen, um Fressbewegungen einzuleiten. Der Hund kaute dann ähnlich einem gesunden Thier, wenn auch weniger geschickt, das Fleisch durch, bis es zu einem schluckbaren Bissen geformt war und schluckte diesen in regelmässiger Weise hinab. Nach dem vollzogenen Schluckakt putzte sich der Hund jedes Mal mit der Zunge die Nase. Aus dieser Bewegung, die gewissermaassen eine Empfangsquittung darstellte, konnten wir immer ersehen, dass die Mundhöhle leer geworden und bereit war, ein neues Stück Fleisch aufzunehmen. Es machte den Eindruck, als wenn der Hund sich gern füttern liesse; denn er äusserte keinen

Widerstand gegen die Oeffnung der Kiefer. Waren die Kaubewegungen einmal im Gange, so brauchte man den Kopf nicht weiter zu halten. Das Thier bewegte den Kopf zweckmässig hin und her, so dass zerkaute Fleischstücke in der Regel zwischen den Lefzen nicht herausfielen. Der mehr reflektorische Charakter der Kaubewegungen liess sich durch folgenden Versuch zeigen: Wenn ich dem Hunde, statt ihm die Kiefer zu öffnen, mit einem Finger zwischen die Zahnreihen und die Wange fuhr und die Schleimhaut der Wange mit der Fingerkuppe rieb, so fing der Hund an, regelmässige Kaubewegungen zu machen und setzte diese noch eine Weile fort, nachdem ich den Finger herausgezogen hatte. Der eingeführte Finger löste also ähnliche Kaubewegungen aus wie ein Fleischstück. In Betreff anderer Reflexe, die dieser Hund zeigte, verweise ich auf (1) S. 98 und 138 und auf (2) S. 475.

Hatte der Hund etwa 500 gr Fleisch auf diese Weise hinabgeschluckt, so setzte er weiteren Versuchen, ihm noch mehr den Magen zu füllen, Widerstand entgegen. Er fing an, heftig mit den Beinen zu strampeln, sträubte sich gegen die gewaltsame Oeffnung des Mauls und spie etwaige Fleischstücke, die man ihm hineinsteckte, wieder aus. Diese Erfahrung ist unbefangener Weise doch wohl so zu deuten, dass dieser Hund noch die Empfindung der Sättigung hatte und deshalb sich weigerte, seinen Magen übermässig zu beladen.

Dieser Hund beleckte sich noch, wie erwähnt ist, die mit Milch benetzte Nase. Niemals aber habe ich gesehen, dass er sich irgend eine andere Körperstelle beleckt hätte. Dies gilt, so viel ich beobachtet habe, für alle Hunde, welche grosse und tiefe Substanzverluste in beiden Hälften des vorderen Grosshirns überstanden haben. Doppelt hinten operirte Hunde belecken sich dagegen mit grosser Sorgfalt die nass gewordene Brust, die Pfote u. s. w.

Oben betonte ich, dass ich Hitzig's Auffassung, dass die vorn operirten Thiere eine Lähmung der isolirten intentionellen Bewegung bekommen, zu eng finde. Hier will ich hinzufügen, dass ich auch die Anwendung des Wortes intentionell für nicht glücklich halte. Bei Thieren, welche über ihr Thun sich uns gegenüber durch die Sprache nicht verständigen können, fehlt uns jedes sichere Merkmal darüber, ob eine Handlung, die sie ausführen, intentionell d. h. doch gewollt, beabsichtigt, oder ob sie maschinenmässig, reflektorisch ist. Gewisse

Handlungen wie die, dass ein Hund, dem die motorische Zone links fehlt, sich ein Stück Fleisch mit der rechten Pfote aus der Erde herauskratzt, wird jeder für willkürlich ansehen, und wer das nicht thut, setzt sich in Widerspruch mit dem gewöhnlichen Sprachgebrauch. Dagegen werden viele geneigt sein, das Belecken der Nase für einen rein reflektorischen Akt zu betrachten. Ist nun aber etwa das Belecken der Geschlechtstheile sicher ein intentioneller Akt? Ist es nicht gestattet, diesen Akt ebenso gut für reflektorisch zu erklären wie das Kratzen nach Hautjucken? Dass das nächste Centrum für das Kratzen im Rückenmark liegt, habe ich bewiesen. Ich für meine Person habe es längst aufgegeben, zwischen willkürlichen und reflektorischen Bewegungen scharf zu unterscheiden. Man muss es dem persönlichen Ermessen eines Jeden überlassen, welche Bezeichnung er irgend einer beobachteten Bewegung geben will. Unsere wesentliche Aufgabe ist lediglich, genau festzustellen, welche Arten von Handlungen nach bestimmten Eingriffen in das Nervensystem noch vorkommen und welche nicht. Nur eine vollständige Beschreibung der Thatsachen kann dieser Aufgabe gerecht werden. Die Zeit, diese Thatsachen unter eine kurze Formel zu bringen, halte ich noch nicht für gekommen.

Unser Hund, der nicht von selbst zu fressen vermochte, hatte keine Spur der Lähmung irgend eines Muskels. Im Gegentheil er theilte die Eigenthümlichkeit so vieler anderer doppelt vorn operirter Hunde, d. h. er war auffallend unruhig. In der ersten Zeit nach der letzten Operation ging er so wild und rücksichtslos in seinem Käfig herum, dass er sich den Kopf an den eisernen Gitterstäben verletzte. Ich liess daher für ihn eine grosse Zelle mit gepolsterten Wänden, wie für Tobsüchtige, herstellen. In dieser stiess er straflos überall an. Nach einigen Wochen aber lernte er es, die Wände beim Umherwandern zu meiden. In den letzten Wochen vor seinem Tode konnte man ihn ununterbrochen durch eine halbe Stunde an der Wand seiner Zelle hinwandern sehen, wie er an jeder Ecke die richtige Wendung machte, um nicht anzustossen. Zur Zeit der herannahenden Fütterung wurde der Hund entschieden lebhafter. Er nahm dann eine schnellere Gangart an, stieg wohl auch, auf den Hinterfüssen stehend, an der Wand seiner Zelle empor, als wenn er hinaus wolle. Liess man ihn zu lange hungern, so fing er an zu knurren. Auch wenn seine Wunde ge-

reinigt wurde, gab er seinen Verdruss darüber durch lautes Knurren zu erkennen. Als er sich noch in seinem Käfig befand, hatte er sich einmal bei einem Fehltritt zwischen die Stäbe des Gitters einen Zeh verletzt. Er hinkte nach dem Vorfall ähnlich wie ein normaler Hund einige Tage, bis die Heilung im Gange war, auf drei Beinen herum.

Dieser Hund konnte also gehen und vermochte auch sich auf den Hinterbeinen emporzurichten. Laufen oder springen sah man ihn nie. Die Gehbewegungen waren im äussersten Grade steif, unbeholfen und unsicher. Das Thier ging ähnlich wie ein sehr alter gebrechlicher Hund. Es bedarf kaum noch der Bemerkung, dass er ganz ausser Stande war und auch gar keinen Versuch dazu machte, einen Knochen mit den Pfoten festzuhalten.

Hier scheint es mir passend, einige allgemeine Betrachtungen über den Einfluss des Grosshirns auf die Ortsbewegungen einzuschalten. In seinem mehrfach angeführten Vortrage (3) S. 9 sagt Hitzig: „Ich bin sogar der Ansicht, dass die nach ganz grossen Zerstörungen in den ersten Tagen beobachteten Hemiplegien nur Schockerscheinungen sind." Es ist mir eine grosse Genugthuung, dass Hitzig sich mit diesem Satze zu Ansichten bekehrt hat, die ich schon vor zwölf Jahren in meiner ersten Abhandlung vertreten habe. Damals hielt Hitzig nur diejenigen Erscheinungen für wichtig, welche in den ersten Tagen nach der Hirnverletzung zu beobachten sind. Dauernde Störungen konnte er um so weniger würdigen, als er gar keine fand. Wenn er jetzt eine so schwere Störung wie eine Hemiplegie als Schockwirkung bezeichnet, so ist das sachlich genau dasselbe, als wenn ich von Hemmungswirkung spreche; denn die wissenschaftliche Zergliederung der Schockerscheinungen, wie sie Groeningen (8) vorgenommen hat, führt zu der Auffassung, dass die Schockwirkungen wesentlich Hemmungswirkungen sind. Dass ich diese Hemmungswirkungen nur auf das Kleinhirn bezogen haben soll, ist ein wunderlicher Irrthum Hitzig's, den ich schon einmal (1) S. 120 berichtigt habe. Gibt dieser Autor aber einmal zu, dass Hemmungswirkungen oder wie er sie nennt Schockwirkungen die Deutung der Erscheinungen in den ersten Tagen nach einer grossen Hirnverletzung trüben können, so wird er sich der Schlussfolgerung nicht entziehen dürfen, dass ausser der Hemiplegie auch andere vergängliche Störungen als Hemmungs- oder sonstige Nebenwirkungen aufgefasst werden können.

Dem soeben angeführten Satze Hitzig's gehen in demselben Vortrage folgende andere voran, aus denen ich ebenfalls zu meiner Freude ersehe, dass er sich mehr und mehr mit meinen Anschauungen befreundet. Er sagt nämlich: „Wenn Kaninchen, denen das ganze Grosshirn genommen ist, noch laufen können, so ist nicht einzusehen, aus welchem Grunde Hunde, denen nur ein Theil desselben fehlt, nicht laufen oder sich sonst bewegen sollten. Niemand, auch nicht Herr Munk hat etwas derartiges behauptet. Die bezüglichen Angriffe des Herrn Goltz, denen v. Gudden sekundirte, sind deshalb gegenstandslos."

Ich verdanke die besten meiner Erfolge dem Bestreben, die Ergebnisse vieljähriger Studien an Fröschen auf Säugethiere zu übertragen. So gelang es mir nachzuweisen, dass das Rückenmark der höheren Thiere eben so viele selbstständige Verrichtungen hat, wie das des Frosches. Ich kann daher den Gedanken nur sympathisch begrüssen, dass Hitzig an Kaninchen gewonnene Ergebnisse auch als maassgebend für analoge Versuche an Hunden anerkennt. Es ist nur auffallend, dass Hitzig selbst nicht nach diesem Grundsatze handelt. Er hat gefunden, dass Hunde nach Wegnahme eines Hinterhauptslappens auf dem gekreuzten Auge erblinden. Der leider so früh dahingeraffte Christiani und andere haben dagegen nachgewiesen, dass Kaninchen nach Ausschaltung des ganzen Grosshirns noch sehen können. Es ist mir nun nicht bekannt, dass Hitzig seine Beobachtung als irrig zurückgezogen hätte, weil Christiani's Versuche an Kaninchen das Gegentheil von den seinigen darthun.

Was mich betrifft, so halte ich, wie gesagt, die an niederen Thieren gemachte Erfahrung für äusserst werthvoll, um uns als Führerin zu dienen für die Erforschung der Verrichtungen höherer Thiere. Ich bin tief durchdrungen davon, dass die vergleichende Physiologie uns einen ebenso innigen Zusammenhang in den Lebenserscheinungen aller Thiere nachzuweisen hat, wie die vergleichende Anatomie uns die Zusammenhänge im Bau der Organe der Thierreihe bereits gelehrt hat. Ich werde mich also nicht wundern, wenn mir vielleicht Jemand eines Tages einen Hund zeigt, der gar kein Grosshirn mehr besitzt und doch von selbst fressen kann, da Schrader (9) entdeckt hat, dass ein Frosch ohne Grosshirn noch Fliegen fängt. Ich werde auch nicht erstaunt sein, dass ein solcher Hund wird im Galopp laufen können wie ein Kaninchen ohne

Grosshirn. Einstweilen aber, bis diese Träume der Zukunfts-Physiologie sich verwirklichen, halte ich mich lieber an das, was ich selbst gesehen habe. Für jetzt bin ich zufrieden damit, einen Hund vorgestellt zu haben, der mit halbem Grosshirn laufen und springen kann. Ein solcher Versuch war auch durchaus nicht gegenstandslos; denn es gibt Männer, die sich nicht damit begnügen, sich dergleichen als selbstverständlich vorzustellen, sondern die sehen wollen. Als ich auf der Naturforscher-Versammlung in Strassburg im September 1885 einen Hund zeigte, dem ich nach der Vorschrift von Veyssière die capsula interna durchtrennt hatte, und der doch keine Spur einer Lähmung hatte, wurde mir nicht etwa entgegengehalten, dass meine Angriffe gegen Veyssière und seine Anhänger gegenstandslos seien, weil Hitzig meiner Meinung sei, sondern man bemängelte die Beweiskraft des Versuchs. Man suchte wie üblich nach zurückgelassenen Restchen der inneren Kapsel. Ich habe mich damals nicht weiter bemüht, einen Streit darüber fortzusetzen, ob die gegen mich ausgesprochenen Bedenken begründet seien, weil ich meiner Sache sicher war und wusste, dass es mir glücken werde, einen vollständig einwandfreien Versuch anzustellen. Nachdem es mir nun gelungen ist, einen Hund mit halbem Grosshirn vorzustellen, habe ich denn auch die zweifelsüchtigsten Auffinder von Restchen zum Schweigen gebracht.

So lange also bis ich durch Beobachtungen eines Besseren belehrt werde, rechne ich mit der von mir gefundenen Thatsache, dass ein Hund mit einer tiefen und sehr ausgedehnten Zerstörung der vorderen Hälfte beider Lappen des Grosshirns die schwersten dauernden Störungen der Bewegung zeigt. Das Thier kann weder laufen noch springen, und seine Gehbewegungen bleiben äusserst plump und unbeholfen. Ein solcher Hund vermag entweder gar nicht oder nur mit Schwierigkeit Nahrung aufzunehmen. Er ist ausser Stande, seine Vorderpfoten wie Hände zu gebrauchen.

Diese Thatsachen im Verein mit anderen gestatten uns, Vermuthungen darüber auszusprechen, in welcher Weise die Verrichtungen eines zerstörten Hirnlappens ersetzt werden.

Im 34. Bande dieses Archivs S. 460 habe ich dargestellt, dass die nach einer grossen und tiefen Zerstörung der sogenannten motorischen Zone der linken Seite zu beobachtenden Störungen bis

auf Spuren zurückgehen können. Macht man genau denselben Eingriff bei einem zweiten Hunde symmetrisch auf der rechten Seite, so wird auch dieses Thier nur wenig Störungen zurückbehalten. Beide Hunde werden wie normale Thiere fressen und saufen. Sie werden im Stande sein, in allen Gangarten sich zu bewegen. Nur wird der eine die Neigung haben, beim Laufen Bewegungen nach links zu machen, während der andere solche nach rechts vorzieht. Jeder der Hunde wird vielleicht noch beide Vorderpfoten auf Befehl reichen. Der eine wird aber lieber die linke, der andere lieber die rechte geben. Bei Festhaltung eines Knochens wird jener ihn besser mit der linken, dieser ihn besser mit der rechten fixiren. Jeder nicht geschulte Beschauer wird beide Hunde für normal halten. Der aufmerksame Beobachter wird erkennen, dass auch bei den Ortsbewegungen von dem einen Hunde die Gliedmaassen der rechten Seite, von dem anderen die der linken Seite etwas plumper gebraucht werden.

Zerstört man nun bei einem dritten Hunde beide vordere Abschnitte des Grosshirns in derselben Weise, so sind die Störungen, welche dieser symmetrisch operirte Hund dauernd behält, nicht etwa die einfache Summirung derjenigen Erscheinungen, welche die beiden einseitig operirten Thiere darboten, sondern sie sind ungleich grösser und mannigfaltiger. Der doppeltseitig vorn operirte Hund kann nicht von selbst fressen. Die Bewegungen seiner Zunge sind äusserst schwerfällig, während die Zunge der einseitig operirten Thiere normal bewegt wird. Er kann, wie oben angegeben, zwar noch gehen, aber in ausserordentlich unbeholfener, plumper Weise. Jede Benutzung der Pfoten als Hände scheint unmöglich geworden. Die Störungen werden also in ausserordentlichem Maasse verstärkt, sobald zu der einen Operation vorn die zweite symmetrische hinzutritt. Dagegen werden die genannten schweren Bewegungsstörungen nicht auftreten, wenn die zweite Operation vollständig asymmetrisch ausgeführt wird und ausschliesslich den Hinterhauptslappen betrifft. Ein solcher Hund kann nach der zweiten Operation ebenso gut fressen und saufen wie vorher. Seine Zunge zeigt nicht die früher geschilderten schwerfälligen, peitschenförmigen Bewegungen. Die Ortsbewegungen werden bei weitem nicht so plump ausgeführt wie von einem doppelt vorn operirten Thier. Ein Knochen kann noch mit den Vorderpfoten festgehalten werden.

Aus diesen Erfahrungen muss man, glaube ich, schliessen, dass in der vorderen Hälfte des Grosshirns symmetrisch gelegene Einrichtungen stecken, welche für einander eintreten können. Wird der eine Vorderlappen des Grosshirns zerstört, so bleiben die Bewegungen des Thieres nur so lange annähernd normal, als der symmetrische andere Vorderlappen unversehrt ist.

Damit will ich nun nicht etwa auch behaupten, dass irgend ein beliebiges Stück des Vorderlappens nur durch das symmetrisch gelegene Stück des anderen Vorderlappens vertreten werden kann. Dem widerspricht folgende längst gemachte und oft wiederholte Erfahrung. Man nahm einem Hunde das linke sogenannte Hinterbein-Centrum weg. Der Hund zeigte, wie ich in vollständiger Uebereinstimmung mit Loeb versichern kann, Störungen der Bewegung und Empfindung im Hinterbein und Vorderbein der rechten Seite. Nach einiger Zeit gleichen sich die Störungen bis auf einen kleinen zurückbleibenden Rest aus. Jetzt nehme man bei demselben Thiere das rechtsseitige Hinterbein-Centrum fort. Man wird nach dem zweiten Eingriff vorzugsweise Störungen des linken Vorderbeins und Hinterbeins beobachten, die sich nach längerer Zeit abermals bis auf einen Rest ausgleichen. Wäre in solchem Fall die Besserung in den Erscheinungen lediglich dem Umstande zu danken gewesen, dass die Vertretung des ausgerotteten linken Centrums durch das symmetrische rechtsseitige erfolgte, so hätten die Störungen nach der zweiten Operation sich gleichmässig auf die Gliedmaassen beider Körperhälften erstrecken müssen. Bei dieser Darstellung habe ich davon abgesehen, dass nach Wegnahme der Hinterbein-Centren die zu beobachtenden Störungen nicht auf die Gliedmaassen beschränkt sind.

Gegen die Hypothese, dass die Ausgleichung nach Wegnahme kleiner Stücke durch die symmetrischen Stücke der anderen Hirnhälfte besorgt wird, spricht ferner die Erfahrung, dass nach wiederholten Operationen auf derselben Seite nach jedesmaligem Rückgang der Erscheinungen jedem neuen Eingriff immer wieder dieselben Störungen in verstärktem Maasse folgen.

Nach diesen Betrachtungen wende ich mich zur Beantwortung der Frage, wie weit die Sinnesempfindungen bei dem Hunde mit ungeheurem Defekt der vorderen Hälfte des Grosshirns gelitten hatten.

Kein Punkt seiner Haut war ohne Empfindung. Drückte man

ihn irgendwo etwas derb, so antwortete der Hund mit Schmerzenslauten und allgemeinen Bewegungen, die den Charakter hatten, als wenn sich das Thier der Misshandlung entziehen wolle. Hochgradig empfindlich wurde die rechte Vorderpfote, als sich diese in Folge der oben angegebenen Verletzung etwas entzündet hatte. Nach Ablauf der Entzündung war die Empfindung in dieser Gliedmaasse wieder ebenso stumpf wie in den übrigen.

Die Verehrer der Fühlsphären werden vielleicht sich darauf berufen, dass der Hund ja noch ein Stückchen der linksseitigen Fühlsphäre des Auges besass und dass die verloren gegangenen anderen Fühlsphären da vielleicht Unterschlupf fanden. Geht man auf diesen Gedanken ein, so muss man um so mehr erwarten, dass die völlig erhaltene und anatomisch unveränderte linksseitige Sehsphäre in ungetrübtem Glanze ihre Leistungen hätte entfalten müssen.

Dieser Hund, dessen linker Hinterhauptslappen unversehrt war, und der rechterseits noch ansehnliche Reste desselben besass, war aber so gut wie blind. Seine Augen hatten den stieren blödsinnigen Ausdruck, der allen Hunden eigen ist, die eine grosse Verstümmelung beider Halbkugeln des Grosshirns durchgemacht haben. Auf grelles Licht zogen sich die Pupillen träge zusammen. Bei Berührung der Bindehaut des rechten oder linken Auges wurden die Lider kräftig geschlossen, und der Hund machte heftige Abwehrbewegungen des Kopfes.

Wir haben keinen Versuch gefunden, aus welchem ich mit Sicherheit hätte schliessen können, dass die Handlungen dieses Hundes noch irgend wie durch Erregungen seiner Netzhäute bestimmt wurden. Liess man plötzlich helles Licht in seine Augen fallen, so sah man keine Bewegung des Kopfes folgen. Bedrohungen mit der Peitsche beachtete er gar nicht. Liess man ihn frei im Zimmer umherwandern, so stiess er häufig an Möbelstücke an. Gleichwohl glaube ich nicht, dass dieses Thier stockblind war. Wie oben erzählt wurde, lernte er es, in seiner Zelle herumzugehen, ohne an die Wände zu stossen. Es ist mir sehr unwahrscheinlich, dass der Hund mit Hilfe des Tastsinns sich in der ihm gewohnten Zelle verhältnissmässig so gut zurecht fand. Ich hätte durch Verklebung der Augen diese Fragen entscheiden können, aber ich scheute mich vor jedem Versuch, der das Thier aufregen und sein Leben gefährden konnte.

Der Hund war ferner vielleicht nicht stocktaub; aber es gelang uns nicht, durch irgend einen noch so starken Schalleindruck irgend eine Bewegung bei ihm mit einiger Sicherheit hervorzulocken. Ob man ihn in hohen oder in tiefen Tönen anbrüllte, ob man mit der Pistole ein Zündhütchen abknallte oder ihm Schmeichelworte zurief, der Hund blieb entweder ganz ruhig, oder wenn er eine Bewegung machte, so war sie doch nie Ausdruck der Ueberraschung, der Furcht oder der Freude zu nennen. Das Thier besass linkerseits noch einen sehr grossen Theil der Hörsphäre. Die Bewunderer dieser Sphäre mögen darüber befinden, ob der Hund hohe oder tiefe Töne hätte hören müssen.

Der Geruchssinn musste diesem Hunde vollständig fehlen, weil bei ihm wie bei dem S. 439 geschilderten Thiere die Geruchsnerven beide durchschnitten waren.

Der Hund verschlang bei der künstlichen Fütterung Hundefleisch ebenso gern wie Pferdefleisch. Andere Proben in Betreff seines Schmecksinns habe ich nicht angestellt.

Auch diejenigen Leser, welche nicht zu den Jüngern der modernen Phrenologie gehören wollen, werden fragen, wie es zuging, dass dieser Hund, der doch immerhin einen recht bedeutenden Theil der Mantelsubstanz noch besass, blind und taub zu sein schien. Diesen antworte ich, dass die erhaltenen Stücke Mantelsubstanz in Folge der grossen Tiefe der vorn vollzogenen Abtrennung nur sehr spärliche Verbindungen mit dem Hirnstamm haben konnten. Ich bin daher überzeugt, dass das Verhalten des Hundes sich kaum geändert hätte, wenn ich ihm durch eine neue Operation auch noch die Reste des Hirnmantels links fortgenommen hätte. Die Anhänger der Sphären oder Centren dürfen sich auf diese Erklärung nicht berufen; denn sie werden keinem denkfähigen Menschen begreiflich machen, dass die Sehsphäre, weil sie, wenn auch in mangelhafter Verbindung, da war, keine Kunde von ihrer Thätigkeit gab, während die Fühlsphären, weil sie überhaupt nicht da waren, augenscheinliche Proben von Thätigkeit lieferten.

Nach dem oft genug von mir begründeten Standpunkt, den ich einnehme, lege ich geringes Gewicht auf das, was diesem Hunde an Verrichtungen abging. Ein besser gelungener Versuch kann uns lehren, dass ein Thier mit noch grösserem Verlust vielleicht doch weniger Störungen haben kann. Der Hauptwerth des Versuchs liegt darin, dass der Hund noch so viele Erscheinungen

zeigte, die als Thätigkeitsäusserungen des centralen Nervensystems gelten müssen. Diese Erscheinungen dürfen in Zukunft nicht mehr als ausschliessliche Leistung derjenigen Hirntheile angesehen werden, die dieser Hund gar nicht mehr besass.

Der Hund konnte von allen Körperstellen aus zu lebhaften Aeusserungen der Empfindung gebracht werden. Besonders wichtig ist, dass die entzündete rechte Vorderpfote überempfindlich wurde.

Das Thier konnte alle Muskeln seines Körpers bewegen. Es wurde unruhiger, wenn es hungerte, und gab endlich sogar durch Knurren seine Ungeduld zu erkennen. Ebenso äusserte es durch Knurren seinen Unwillen darüber, dass es zur Reinigung der Wunden festgehalten werden musste.

Bis auf Weiteres muss es endlich als nothwendige Folge der Verstümmelung der vorderen Hälfte des Grosshirns angesehen werden, dass alle Bewegungen äusserst plump und unbeholfen ausgeführt werden. Diejenigen, welche behaupten, dass nach Wegnahme des Grosshirns Lähmungen eintreten, sündigen nur durch Uebertreibung. Die entgegengesetzte Behauptung, dass die Ortsbewegungen nach Fortnahme des Grosshirns gar nicht leiden sollen, enthält eine Uebertreibung in umgekehrter Richtung. Die Wahrheit liegt in der Mitte. In allen Fällen, in welchen ein Thier die Fähigkeit vollständig einbüsst, seine Vorderpfoten als Hände zu benutzen, ist auch zugleich eine grosse Plumpheit und Unbeholfenheit der Ortsbewegungen zu bemerken.

Der ausführlich beschriebene Fall ist nicht der einzige von mir beobachtete, in welchem ein Thier es gar nicht mehr lernte, von selbst zu fressen. Auf der Naturforscher-Versammlung zu Strassburg stellte ich am 21. September 1885 einen Hund vor, der in allen wesentlichen Punkten ein vollständiges Seitenstück zu dem oben beschriebenen war. v. Gudden, dem ich das Gehirn des Hundes übergab, sagt darüber (6) S. 16: „Die Zerstörung war in der That, wie aus dem mir vorliegenden Gehirn hervorgeht, eine sehr umfangreiche und tiefgehende. Keinem Zweifel dürfte es unterliegen, dass die als motorische Regionen geltenden Theile ganz vernichtet waren, aber auch die sogenannte Sehsphäre fehlt auf der linken Seite ganz, und ist auf der rechten wenigstens nicht intakt.“ Dieser Hund, welcher links am 17. Mai, rechts am 7. Juli von mir operirt war, wurde am 21. September 1885 getödtet und war also auch $2^1/_2$ Monate hindurch nach der letzten Operation

beobachtet worden. Der Hund hatte äusserst plumpe Bewegungen und war ausser Stande, die Vorderpfoten als Hände zu benutzen. Er schien blind und besass doch den grössten Theil der rechten Sehsphäre. Seine Stirnlappen waren nicht mit zerstört, und doch war er tief blödsinnig. Die Empfindung war abgestumpft, aber nirgendwo aufgehoben.

Abtragung beider Hinterhauptslappen.

Wie sich ein Hund verhält, dem beide Hinterhauptslappen zerstört sind, habe ich an der Hand eines Musterfalles im 34. Bande dieses Archivs S. 490 genau beschrieben. Munk hat sich bemüht, die Beweiskraft dieses Falles anzufechten. Seine seltsamen Umdeutungen meiner klaren Angaben sind von Loeb (4) S. 330 mit so schlagenden Gründen zurückgewiesen worden, dass ich hier durchaus nichts hinzuzufügen brauche. Gern hätte ich, um den Leser schnell zu orientiren, nachträglich eine Abbildung des Gehirnes jenes Hundes gebracht, der nach Munk noch ein Stück Sehsphäre besitzen sollte. Die weitere Geschichte des Falles machte es mir unmöglich, diesen Wunsch auszuführen. Nachdem nämlich jener Hund sich Monate hindurch in dem Zustande gehalten hatte, wie ich ihn beschrieben habe, wurde das Thier allmälig noch viel stumpfsinniger. Der Hund wurde auffallend träge und liess sich sehr schwer zum Gehen bewegen. Die Proben, durch welche vor der Verschlimmerung seines Zustandes so überzeugend dargethan werden konnte, dass das Thier ein eingebildetes Hinderniss z. B. einen auf dem Boden liegenden weissen Papierbogen beim Gehen vermied, wurden täglich unsicherer. Endlich versagten die obenerwähnten Proben auf Sehvermögen ganz. Das Thier war anscheinend vollständig blind geworden. Unter diesen Umständen lag nichts mehr daran, das Gehirn des Hundes in dem Zustande zu lassen, wie es war, da es doch als Beweisstück nicht mehr dienen konnte. Ich hätte ja nur ein Gehirn abbilden können, dessen Besitzer vor dem Tode blind war. Daher beschloss ich, den Hund zu einem anderen Versuch zu verwenden und nahm ihm links noch die sogenannte motorische Zone fort. Das Thier erlag diesem neuen Eingriff. Nach seinem Tode fand sich in beiden Seitenventrikeln eine alte Eiteransammlung mit erweichter Umgebung. Zweifellos hatte die schleichende Entzündung, welche

mit dieser Abscessbildung einherging, den Verlust des Sehvermögens verschuldet.

Dieser Fall war also auch in seinem Abschluss lehrreich. Ein Hund mit verstümmeltem Hintergrosshirn kann blind werden. Das ist selbstverständlich von mir auch nie bezweifelt worden. Wenn Munk unter 85 Fällen vier blind werden sah, so wundert mich das um so weniger, als er auf eintretende entzündliche Vorgänge spekulirte. Er gesteht selbst zu, dass er immer nur eine 2 bis 3 Millimeter dicke Schicht der Rinde abtrug und es der tiefer greifenden Entzündung überliess, die bis zehn Miillimeter tiefgelegene graue Rinde der Furchen zu zerstören. Weshalb die Entzündung gerade an der Grenze der Sehsphäre Halt machte, wird verschwiegen. Ich stimme Loeb bei, wenn er sagt, dass solche Versuche keine reinen physiologischen Versuche zu nennen sind. Es sind pathologische Erfahrungen, die nichts weiter besagen, als das, was man längst wusste, dass Thiere und Menschen nach Hirnverletzungen blind werden können.

Die Zahl meiner Erfahrungen, dass Hunde nach vollständiger Abtragung der von Munk so genannten Sehsphäre noch sehen können, ist sehr gross, weil es viel leichter ist, ein Thier mit zerstörtem Hintergrosshirn am Leben zu erhalten, als ein solches mit quer abgeschnittenem Vordergrosshirn. Ich habe zur Abbildung ein Gehirn gewählt, bei welchem das Zerstörungsgebiet nach vorn bis in die unmittelbare Nähe des gyrus sigmoideus heranreicht. (Siehe Tafel II, Figur 4.) Dieses Gehirn gehörte einem Hunde an, der zum ersten Mal links und zwar am 2. Juni 1886 und dann rechts am 19. Juli desselben Jahres operirt war. Drei Monate und zehn Tage nach der letzten Operation, also am 29. Oktober, wurde der Hund bei voller Gesundheit getödtet. Unmittelbar vor der Tödtung wurde festgestellt, dass der Hund mit voller Sicherheit allen ihm in den Weg gestellten Hindernissen auswich. Er umging auch sorgfältig einen grossen weissen Papierstreifen, der auf den Boden gelegt war. Die übrigen Erscheinungen, welche das Thier darbot, zu schildern, halte ich für überflüssig. Der Hund verhielt sich genau so wie der, dessen Zustand ich S. 290, Band 34 dieses Archivs beschrieben habe.

Dass es unmöglich ist, auf der Hirnrinde ein Gebiet abzugrenzen, welches ausschliesslich dem Sehen dient, wird zu meiner Genugthuung auch von Luciani anerkannt. Dieser Autor sagt

S. 139 seines Buchs (7): „Wir geben zu, dass jenes Centrum bei Hunden zu weit sich ausdehnt, als dass von einer bestimmten Oertlichkeit ernstlich die Rede sein kann."

Mit dieser Frage, die ich seit den Untersuchungen von Loeb (4) und (5) für abgethan halte, werde ich mich also nicht weiter befassen. Dagegen halte ich es für nützlich, noch einmal darauf zurückzukommen, ob und inwieweit nach Vernichtung derjenigen Hirntheile, die nach allgemeiner Ansicht Beziehungen zum Gesichtssinn und Auge haben, auch noch andere Sinnesthätigkeiten leiden.

Munk sagt in seinem Buche (10) S. 98: „Denn von Stund an, da die zweite Sehsphäre entfernt wurde, ist und bleibt der Hund auf beiden Augen vollkommen blind, hat er den Gesichtssinn ganz und für immer verloren, während er in allen übrigen Stücken nicht im mindesten vom unversehrten Hunde sich unterscheidet. Normal laufen alle vegetativen Functionen ab; normal sind Hören, Riechen, Schmecken, Fühlen; normal kommen alle Bewegungen zur Ausführung, die sogenannten willkürlichen ebenso wie die unwillkürlichen, wofern sie nur nicht gerade vom Sehen abhängig sind; normal ist auch die Intelligenz, soweit sie nicht den Gesichtssinn zur Grundlage hat: kurz nichts ist abnorm als das totale Fehlen des Gesichtssinnes."

Ich glaube bewiesen zu haben, dass alle diese Angaben Munk's auf Beobachtungsfehlern beruhen. Der Hund ohne Hinterhauptslappen braucht nicht stockblind zu werden. Er bekommt nur regelmässig eine schwere Sehstörung, die ich Hirnsehschwäche genannt habe. Daneben aber hat er regelmässig eine Reihe von anderen Störungen, die sich aus einer allgemeinen Wahrnehmungsschwäche ableiten lassen. Luciani, auf dessen Urtheil ich viel Werth lege, hält meine Beobachtungen in dieser Richtung für nicht überzeugend (7) S. 72. Ich möchte ihn bekehren und habe daher noch folgenden Versuch angestellt, aus welchem, wie mir scheint, mit vollster Sicherheit hervorgeht, dass nach Wegnahme des Hintergrosshirns zahlreiche Verrichtungen geschädigt werden, die mit dem Gesichtssinn und dem Auge gar nichts zu thun haben.

Ich beobachtete längere Zeit zwei blinde Hunde, die beide keine Augäpfel mehr hatten. Von diesen beiden Thieren suchte ich mir dasjenige aus, welches offenbar das intelligentere war und nahm diesem auf beiden Seiten in zwei Sitzungen ein so grosses

Stück des Hinterhaupstlappens weg, dass neben der Sehsphäre beiderseits auch noch ein ansehnliches Stück der sogenannten Fühlsphäre des Auges zerstört war. Nach den Erklärungen Munk's durfte dieser Eingriff keinerlei Aenderung in dem Verhalten des Thieres herbeiführen; denn, was kann die Wegnahme der Sehsphären einem Hunde schaden, der seit langer Zeit stockblind ist, und was kann die Zerstörung der Fühlsphäre der Augen für Unheil anrichten bei einem Thier, das keine Augäpfel mehr besitzt? Beide Hunde mussten, wenn Munk Recht hätte, blind bleiben, wie sie schon waren, und durften sich im Uebrigen von einander gar nicht unterscheiden.

Was aber ist in Wirklichkeit der Erfolg des Versuchs? Beide Thiere sind jetzt ihrem ganzen Verhalten nach so ausserordentlich abweichend von einander, dass der ungeübteste Beobachter sofort aussagen muss: Dieser Hund ist sehr intelligent, und der da ist blödsinnig.

Lässt man beide Hunde im Zimmer umhergehen, das sie kennen, so weicht der Hund mit unversehrtem Hirn allen Möbeln und sonstigen Hindernissen mit einer solchen Sicherheit aus, dass der Zuschauer vermuthen könnte, das Thiere habe noch Sehvermögen. Nur wenn man ihm ein neues ungewohntes Hinderniss plötzlich in den Weg stellt, rennt er dagegen an. Der Hund dagegen mit Verlust des Hintergrosshirns stösst beim Umhergehen überaus häufig an. Wollte man beiden Hunden künstliche Augen einsetzen, so könnte man einen Fremden leicht überreden, dass der eine Hund stockblind, der andere unversehrt sei, so überaus gross ist der Unterschied im Verhalten beider.

Lockt man die Hunde heran, so kommt das Thier mit unversehrtem Gehirn schnurgerade auf den Rufenden zu, richtet sich freudig an ihm empor und lässt sich streicheln. Der andere Hund irrt planlos im Zimmer umher, ohne den Rufenden zu finden. Setzt man einen Napf mit Fleisch unter klapperndem Geräusch auf den Boden, so ist der Hund mit unversehrtem Hirn im Nu zur Stelle, um die erwartete Mahlzeit zu vertilgen. Sein Genosse mit verstümmeltem Hirn muss lange umhersuchen, bevor er endlich den Futternapf erreicht. Schreit man beide Hunde an, so verkriecht sich der eine, während der andere, mit Hirndefekt, die Bedrohung kaum beachtet.

Auch mit Hilfe des Geruchssinns findet sich der Hund mit

verstümmeltem Gehirn auffallend schlechter zurecht als der andere. Stellt man nämlich den Napf mit Fleisch so nahe an die Hunde, dass sie das Futter wittern, so wird jedesmal der Hund mit unversehrtem Gehirn zuerst im Besitze des Fleisches sein.

Das Thier mit unversehrtem Hirn verschmäht Hundefleisch, welches von dem andern anstandslos verzehrt wird.

Beide Hunde befinden sich in der Regel in Käfigen, welche in erheblicher Höhe über dem Boden des Zimmers angebracht sind. Oeffnet man nun den Käfig, nachdem man eine tragbare Treppe an denselben gelegt hat, so steigt der Hund mit unversehrtem Gehirn mit grossem Geschick aus der Thür des Käfigs die Treppe hinab. Der andere Hund mit verstümmeltem Gehirn ist nur schwer dazu zu bewegen, den Käfig zu verlassen. Lockt man ihn mittelst eines vorgehaltenen Stückes Fleisch heraus, so schickt er sich doch nur mit grossem Widerstreben an, die Treppe zu benutzen. Gehen die Vorderfüsse glücklich einige Stufen hinab, so scheinen die Hinterfüsse manchmal nicht folgen zu wollen. Der Hund dreht sich wohl auch auf der Treppe um und kehrt in seinen Käfig zurück. Bringt man ihn endlich dazu, die Treppe herabzukommen, so ist es mehr ein Herabfallen als ein Herabgehen. Auch ist das Thier in steter Gefahr an dem Seitenrande der geländerlosen Treppe in die leere Luft zu treten.

Setzt man beide Thiere in eine Umzäunung, die so niedrig ist, dass der obere Rand derselben den Hunden nur bis an die Mitte der Brust reicht, so wird der Hund mit unversehrtem Gehirn in kürzester Zeit sich klar über seine Lage. Er tastet mit Kopf und Füssen herum und springt alsbald mit elegantem Satze hinaus. Der andere Hund weiss sich nicht zu helfen. Er geht planlos in dem Pferch herum und kommt erst spät oder gar nicht zu dem Entschluss, mit ziemlichem Ungeschick hinauszusteigen.

Es ist klar, dass die Unbeholfenheit, mit der der eine blinde Hund die Treppe hinabsteigt, nur davon abhängen kann, dass das Thier in Folge der Verstümmelung seines Gehirns den Tastsinn nicht genügend verwerthen kann. Anderweitige Proben bestätigen dies.

Ich blies dem Hunde mit unversehrtem Gehirn, während er beschäftigt war, aus einem Napfe zu fressen, mit Hilfe der oben erwähnten kleinen Vorrichtung einen schwachen Luftstrom gegen die Zehen eines Hinterbeins. Das Thier fuhr sofort überrascht

auf, als wenn es von einem Induktionsschlage getroffen worden wäre, und drehte den Kopf gegen die angeblasene Pfote. Erst nach einer Weile nahm der durch den ungewöhnlichen Vorfall beunruhigte Hund seine frühere Beschäftigung wieder auf. Als ich genau denselben Versuch mit dem Hunde anstellte, dem die Hinterhauptslappen fehlten, blieb dieser Hund völlig gelassen stehen und liess sich nicht im Geringsten durch das Anblasen der Pfote im Fressen stören.

Am lehrreichsten war mir der folgende Versuch, zu dem ich durch eine Beobachtung angeregt ward, die ich bei Gelegenheit eines Sommeraufenthalts in Blankenberge an der Nordsee machte. Ich sah, dass die Hunde, welche auf der dortigen Seebrücke herumliefen, niemals mit ihren Pfoten in die zahlreichen Ritzen der Brücke hineinfielen, obwohl diese viel breiter waren als der Durchmesser der Pfoten der Thiere. Diese Erfahrung benutzte ich zur Herstellung einer Versuchsvorrichtung. Es wurde, was nur geringe Kosten verursachte, eine etwa $2^1/_2$m lange Brücke angefertigt, welche aus 10cm breiten Latten besteht, die durch Zwischenräume von gleicher Breite getrennt sind. Wird ein gesunder unversehrter Hund veranlasst, über eine solche Brücke zu gehen, so tritt er niemals mit den Füssen in die Lücken. Er regelt seine Schritte durch den Gesichtssinn und lernt es bald, auch im Lauf über diese Art von wagerechter Leiter zu eilen, ohne zwischen den Sprossen hineinzufallen. Ich legte nun auf die Latten der Brücke hier und da Fleischstücke und verlockte den blinden Hund mit unversehrtem Gehirn sich hinaufzuwagen. Das Thier tritt behutsam auf die Latten. So oft es im Weiterschreiten mit dem Vorderfuss in Gefahr kommt, in eine Lücke zu treten, tastet es weiter und setzt die Pfote auf die nächste Latte. Besonders merkwürdig ist das Setzen der Hinterpfoten. Diese wissen immer genau, was die Vorderpfoten gethan haben. Die entsprechenden Hinterfüsse treten pünktlich auf die Stelle, welche die Vorderpfoten verlassen haben. So schreitet das Thier behutsam aber sicher über alle Lücken hinweg und liest alle zerstreuten Fleischstücke auf.

Ganz anders läuft der Versuch bei dem blinden Hunde mit zerstörten Hinterhauptslappen ab. Das Thier beschreitet die Brücke, kommt aber nicht weit vorwärts; denn nach wenigen Schritten liegt es hilflos mit allen vier Pfoten in den Lücken, und der Versuch muss abgebrochen werden.

Dieser Versuch, der gewissermaassen ein fortgesetzter Fallthürversuch ist, ist der feinste Versuch zur Prüfung der Verwerthung des Tastsinns. Jeder Hund, welcher an beiden Hälften des Grosshirns irgend erhebliche Substanzverluste erlitten hat, fällt in die Lücken der Brücke. Thiere, welche vorn operirt wurden, sind bei weitem unbeholfener als die hinten operirten. Niemals aber sah ich, dass ein doppelt hinten operirter Hund mit der Sicherheit über die Brücke gegangen wäre, wie ein blinder Hund mit unversehrtem Hirn. Einseitig vorn operirte Thiere fallen mit den Pfoten der gekreuzten Seite in die Lücken. Der oben beschriebene Hund mit halbem Grosshirn trat vorzugsweise mit den rechtsseitigen Gliedmassen in die Lücken. Am geringfügigsten ist die Störung bei solchen Thieren, die nur einen Hinterhauptslappen einbüssten. Tritt der Verlust des zweiten Hinterhauptslappens hinzu, so fällt dasselbe Thier beim Beschreiten der Brücke mit allen Pfoten in die Lücken. Auch hier also haben wir den Fall, dass die symmetrische zweite Zerstörung eines Lappens einen Funktionsfehler in vollster Deutlichkeit hervortreten lässt, der nach der ersten Operation kaum merkbar war.

Nach Allem, was ich vorgetragen habe, kann es also nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass die Fortnahme der Hinterhauptslappen nicht bloss ausschliesslich Sehstörungen veranlasst.

Diejenigen meiner Leser, welche meine früheren Abhandlungen kennen, werden sich erinnern, dass ich schon vor vielen Jahren auf den Mangel an Ortsfindungsvermögen, an Richtungssinn bei den beiderseits operirten Thieren aufmerksam gemacht habe. Dass die Thiere weder den Ort einer Schallquelle noch die Bedeutung derselben zu schätzen wissen, habe ich oftmals geschildert. Ebenso habe ich wiederholt hervorgehoben, dass solche Thiere unfähig sind, eine Treppe geschickt hinauf oder hinabzusteigen. (1) S. 14, S. 34, S. 88.

Munk hat meine Beobachtungen gekannt, wiederholt und bestätigt. Weil er aber in der vorgefassten Meinung befangen war, dass ein Hund, bei welchem er unter Beihilfe der Entzündung die sogenannten Sehsphären zerstört hatte, nur blind sein dürfe, hat er obige Erscheinungen, namentlich die Abneigung der Hunde, eine Treppe hinabzugehen, als einen Beweis ihrer Blindheit ausgegeben. Er hat die Thatsachen in das Folterbett seiner Lehrmeinung gezwängt, statt einfach zu prüfen und zu vergleichen.

So stellte er auch auf der Naturforscherversammlung in Berlin einen Hund vor, der nach seiner Versicherung nur blind sein und keine andere Störung zeigen sollte. Der Hund bot aber die sehr auffällige Störung dar, dass er durchaus nicht dazu bewegt werden konnte, eine Treppe mit hohen Stufen herabzugehen, während ein zum Vergleich herbeigezogener blinder Hund mit normalem Gehirn die Treppe sofort und sehr geschickt herabsprang. Munk's Erklärung, der Hund wolle deshalb die Stufen nicht herabgehen, weil er wiederholt dabei gefallen sei, war vielleicht richtig. Ein bloss blinder Hund fällt aber eben nicht von der Treppe, sondern weiss solche Unfälle sehr geschickt zu vermeiden. Derselbe Hund, der angeblich nur blind sein sollte, wusste, wenn er gerufen wurde, die Richtung zum Rufenden nicht zu finden. Ein blinder Hund mit normalem Hirn findet die Richtung sofort. Dieser Mangel ist also auch eine Sache für sich und hängt nicht mit der Blindheit zusammen.

Den Hauptbeweis dafür, dass der von ihm vorgestellte Hund stockblind sei, glaubte Munk darin zu finden, dass das Thier an viele ihm im Wege stehende Hindernisse anstiess. Ich habe es nicht bestritten, dass der Hund blind war, weil ich ja nie daran gezweifelt habe, dass ein Hund, der eine so umfangreiche Verstümmelung mit darauf folgender Gehirnentzündung durchgemacht hat, blind werden kann. Gleichwohl möchte ich hier die scheinbar paradoxe Behauptung anfügen, dass fleissiges Anstossen an Hindernisse durchaus kein genügender Beweis für Blindheit ist. Man vergleiche zwei Hunde, einen blinden Hund ohne Augen und einen andern ohne Sehsphären. Der letztere wird viel häufiger anstossen, weil er sich nichts daraus macht, anzustossen, während der blinde Hund ohne Augen, aber mit unversehrtem Hirn in ihm bekanntem Raume niemals anstösst, weil er sich mit Hilfe des Tastsinns und Riechsinns vortrefflich zurechtfindet. Wenn nun der Leser vielleicht fragt, wie ich dann beweise, dass ein Hund ohne Sehsphären noch sieht, obwohl er an Hindernisse gelegentlich anrennt, so verweise ich auf meine Abhandlung im 34. Bande dieses Archivs S. 490. Der wichtigste Versuch ist der, dass der Hund ohne Sehsphären eingebildeten Hindernissen z. B. einem hellbeleuchteten Streifen auf dem Fussboden, ausweicht. Ein wirklich blinder Hund thut das selbstverständlich nie.

Auch in dem Buche von Luciani (7) ist eine Fülle von

Bemerkungen enthalten, die lehren, dass doppelt hinten operirte Hunde noch andere Mängel haben als eine Sehstörung. Vielfach wird in den Krankheitsgeschichten erwähnt, dass die Thiere neben der Sehstörung Hörstörungen und Geruchsstörungen hatten. S. 87 wird von einem solchen Hunde mit zerstörten Sehsphären erzählt, er sei durch ein Loch in den Keller gefallen, und infolge dessen gestorben. Ein blinder Hund mit normalem Hirn wird in kein Kellerloch fallen, weil er normal tastet. S. 89 beschreibt Luciani einen andern Fall von Zerstörung der Sehsphären, in dem die von mir angegebene Hörstörung sehr deutlich hervortrat. Der Verfasser sagt von dem Hunde: Wird er gerufen, so vernimmt er es zwar, aber er hört nicht darauf und wendet sich auch nicht nach demjenigen um, der ihn ruft.

Es steht also fest, dass Hunde, welche in Folge einer grossen und tiefen Verstümmelung des Hintergrosshirns eine schwere Sehstörung haben, immer zugleich auch im Bereich der übrigen Sinne besonders des Gehörs und des Getastes Wahrnehmungsschwäche zeigen.

Wenn ich in meiner letzten Abhandlung S. 503 im 34. Bande dieses Archivs sagte: der hinten operirte Hund hat ungestörte Tastempfindung, so war das zu viel gesagt. Ich hatte damals noch nicht die feinen Proben auf die Empfindlichkeit des Tastsinns zur Verfügung, die ich jetzt anwende. Die Versuche mit Anblasen der Haut und der Versuch mit der Laufbrücke haben mich eines Besseren belehrt. Es bleibt aber dabei, dass bei den doppelt hinten operirten Hunden die Hautempfindung verhältnissmässig überaus wenig abgestumpft ist, wenn man diese Thiere mit solchen vergleicht, die ähnlich tiefe und ausgedehnte Verstümmelungen doppelt vorn durchgemacht haben.

Im Uebrigen kann ich alle die unterscheidenden Merkmale, welche doppelt vorne und doppelt hinten operirte Thiere kennzeichnen, nur bestätigen und in einem wesentlichen Punkte ergänzen.

Ich habe gefunden, dass die Hunde, welche grosse und tiefe Verstümmelungen des Vordergrosshirns auf beiden Seiten überstanden haben, in allen ihren Bewegungen äusserst plump und ungeschickt sind. Sie vermögen es z. B. nicht, einen Knochen mit beiden Pfoten festzuhalten. Die doppelt hinten operirten Thiere dagegen haben geschickte Bewegungen, wissen geschickt zu fressen und verstehen es, einen Knochen mit beiden Vorderpfoten gut fest-

zuhalten. Mit der Plumpheit und Unbeholfenheit aller Bewegungen der doppelt vorn operirten Hunde steht es in Einklang, dass sie es stets für immer verlernen, auf Befehl die Pfoten zu reichen. Nach meinen früheren Erfahrungen nahm ich an, dass auch die doppelt hinten verstümmelten Thiere für immer die Fähigkeit einbüssen, die Pfoten zu reichen. (2) S. 499. Dies kann ich jetzt berichtigen und damit die Zahl der unterscheidenden Merkmale zwischen vorn und hinten verstümmelten Thieren um eines vermehren. Ich habe bis jetzt noch keinen Hund beobachtet, und damit bestätige ich früher Gesagtes, der nach grosser und tiefer Zerstörung der motorischen Zone beider Grosshirnhälften die Fähigkeit wieder gewonnen hätte, die Vorderpfoten auf Befehl zu reichen. Dagegen habe ich seit Veröffentlichung meiner letzten Mittheilung mehrere Hunde gesehen, die diese Fähigkeit behielten, nachdem sie die Hinterhauptslappen eingebüsst hatten. Wenn ich damals (2) S. 500 es für hoffnungslos hielt, so tief blödsinnige Thiere zum Pfotengeben abzurichten, so habe ich dabei übersehen, dass es gar nicht darauf ankommt, die Thiere von Neuem abzurichten. Diejenigen Hunde, welche durch Jahre eingeübt waren, die Pfoten auf Anrufen zu reichen, erwerben dabei eine Reflexbewegung, die ihnen ebenso bequem und leicht wird, wie andere nicht künstlich beigebrachte Bewegungen, z. B. die Erhebung des Hinterbeins beim Harnlassen oder die Benutzung der Pfoten beim Benagen von Knochen. Wird das Thier nach Verstümmelung des Hintergrosshirns blödsinnig, so verliert es darum nicht nothwendig den erworbenen Reflex. Es verliert nur die Fähigkeit, diese Reflexe verständig anzuwenden. Um dies zu erläutern, will ich auf einen besonderen Fall näher eingehen.

Ein Hund, bei welchem die Hinterhauptslappen in derselben grossen Ausdehnung zerstört waren, wie bei dem auf Tafel II Figur 4 abgebildeten Gehirn, behielt die Fähigkeit, beide Pfoten zu reichen. Stiess man, während das Thier sass, die betreffende Pfote an, so wurde sie gehoben und wie eine Hand ausgestreckt. Der erworbene Reflex spielte also recht regelmässig, sobald er von der Haut aus angeregt wurde. Rief man aber das Thier an: „Gieb die Pfote" und streckte man gleichzeitig die Hand aus, um die Pfote aufzunehmen, so hob er die Pfote fast nie. Eher noch kam man zum Ziel, wenn man ihn mit beliebigen Worten anbrüllte. In seinem geschwächten Bewusstsein dämmerte dann auf, dass

man etwas von ihm wolle, und er antwortete mit dem gewohnten Ausstrecken der Pfote. Derselbe Hund hatte auch die Fähigkeit behalten, auf den Hinterschenkeln mit aufgerichtetem Körper zu sitzen. Brachte man ihn in diese Stellung, so blieb er sitzen, bis er müde wurde. Er kam dabei in eine Art von Zustand, der an Hypnose erinnert. Während er so da sass, wurde ein Zündhütchen dicht an seinem Kopfe abgeknallt. Der Hund verzog keine Miene, sondern blieb noch Minuten lang auf dem Steiss sitzen. Taub war er dabei durchaus nicht; denn derselbe Knall erschreckte ihn, wenn er umherging oder in seinem Käfig friedlich auf allen vier Füssen ausruhte. Der obige Versuch muss also aus einer Hemmung abgeleitet werden. Die Anstrengung, die das Thier nöthig hatte, um seinen Körper in aufgerichteter Stellung zu erhalten, schwächte die Empfänglichkeit für Schalleindrücke. Dieser Hund war ebenso wenig blind wie der (2) S. 490 geschilderte. Ueberhaupt verhielt er sich allen dort angegebenen Proben gegenüber genau so wie das dort beschriebene Thier.

Ein anderer Hund mit zerstörten Hinterhauptslappen hatte vor seiner Aufnahme ins Institut gelernt, auf den Befehl „Leg dich“ sich zusammenzukauern, auf den Befehl „Setz dich“ sich hinzusetzen. Nach der zweiten und letzten Operation behielt der Hund die angegebenen erworbenen Reflexe. Er verstand aber den Befehl nicht mehr wie vor dem Eingriff. Er verwechselte häufig den Zuruf und kauerte sich z. B. zusammen, wenn ihm der Befehl „Setz dich“ gegeben wurde und umgekehrt.

Nach vorstehenden Mittheilungen kann man also, soweit bis jetzt meine Erfahrungen reichen, aussagen, dass ein Thier, welches noch erworbene Kunstfertigkeiten besitzt, nicht beide Vorderlappen des Grosshirns eingebüsst haben kann. Es kann dagegen einen Vorderlappen verloren haben. Es kann auch beider Hinterhauptslappen beraubt sein.

Da indess nicht alle Hunde Kunstfertigkeiten erlernen, und bei manchen solche erworbenen Reflexe auch nach Wegnahme der Hinterhauptslappen verloren gehen, so bieten diese erworbenen Reflexe kein so schätzbares Unterscheidungsmerkmal dar, wie andere schon mehrfach erwähnte Fähigkeiten, die das Thier ohne künstliche Abrichtung erwirbt. Ich erinnere da besonders wieder an das Vermögen, Knochen festzuhalten. Diese Fähigkeit kann geradezu wie ein Reagens benutzt werden, um festzustellen, wo ein

Hund eine grosse und tiefe Verletzung des Grosshirns erfahren hat. Hält ein Hund einen Knochen mit beiden Pfoten mit annähernd derselben Geschicklichkeit fest, wie ein normales Thier, so beschränkt sich das Zerstörungsgebiet auf einen oder beide Hinterhauptslappen. Wird der Knochen mit Hilfe des einen Vorderfusses weniger sicher fixirt als mit dem andern, so wurde die vordere Hälfte desjenigen Grosshirnlappens verletzt, der der ungeschickteren Pfote gegenüberliegt. Ist der Hund überhaupt ausser Stande, einen Knochen mit den Vorderfüssen zu fixiren, so sind bei ihm beide Vorderlappen des Grosshirns beschädigt. Je nach dem Ausfall dieser Probe wird man immer finden, dass diejenige Pfote, welche bei dem Festhalten des Knochens mangelhafte Dienste leistet, auch bei allen übrigen Verrichtungen unbeholfener arbeitet, bei denen die Pfote wie eine Hand benutzt wird. Bei sorgfältiger Beobachtung wird man sich endlich auch überzeugen, dass dieselbe Gliedmasse bei Ortsbewegungen Störungen zeigt, die allerdings sehr geringfügig sein können.

In meiner letzten Abhandlung (2) S. 477 und S. 500 habe ich die Beobachtung mitgetheilt, dass Hunde mit grosser Verletzung des Vordergrosshirns in der Regel eine Veränderung des Charakters in dem Sinne zeigen, dass sie aufgeregt, unruhig, zum Zorne geneigt werden. Hunde mit grossen Verstümmelungen des Hintergrosshirns, werden dagegen sanftmüthig und harmlos, auch wenn sie vorher sehr bösartig waren. Loeb (4) S. 300 hat die Zahl solcher Beobachtungen in dankenswerther Weise vermehrt. Auch Luciani (7) S. 394 hat Erfahrungen gemacht, die mit den meinigen im Einklang stehen. Ich selbst habe vielfach Gelegenheit gehabt, meine früheren Angaben zu bestätigen, will aber auch einen abweichenden Fall mittheilen.

Einem überaus bösartigen Hunde wurden beide Hinterhauptslappen fortgenommen. Das Thier wurde nach diesem Eingriff nicht sanftmüthig, sondern behielt seinen wüthenden Charakter. Dieser einzige Ausnahmsfall, den ich gesehen habe, lehrt, dass die Zerstörung der Hinterhauptslappen nicht immer genügt, um ein Thier harmlos zu machen. Uns war übrigens diese Erfahrung insofern ganz willkommen, als es überaus leicht war, sich zu überzeugen, dass dieser Hund, der mehr verloren hatte als die Sehsphären, vortrefflich sah. Der Hund sass in einem Kasten, dessen Wände ihm nur den Blick nach oben gestatteten. Stellte man

sich nun neben dem Kasten so auf, dass der Hund einen nicht sehen konnte, und machte man keinerlei Geräusch, so blieb das Thier selbstverständlich ruhig. So wie man aber ganz geräuschlos den Kopf über den Rand des Kastens neigte, knurrte der Hund wüthend los. Ganz ohne Sehstörung war der Hund gleichwohl nicht. Einzelne hingeworfene Fleischstücke schien er nur durch den Geruch, nicht durch das Gesicht zu finden. Der Versuch, ob sich der Charakter des Hundes durch neue, vorn an den Defekt sich anschliessende Zerstörungen ändern würde, konnte nicht ausgeführt werden, weil das Thier plötzlich nach einem epileptischen Anfall starb. Die Leichenschau ergab, dass die Ausdehnung des zerstörten Gebietes fast genau dieselbe war, wie die des Hirnes auf Tafel II Figur 4.

Weshalb die Summe der Störungen nach Verstümmelung der Vorderlappen so wesentlich anderer Natur ist als nach einer gleich ausgedehnten Zerstörung der Hinterhauptslappen, darüber habe ich jetzt keine andere Vermuthungen als die, welche ich früher (2) S. 504 ausgesprochen habe.

Auch halte ich noch an dem Gedanken fest, dass künstliche Reizungen des Grosshirns nicht auf die graue Rinde, sondern auf die weisse Faserung einwirken. Dafür scheinen mir entscheidend die Erfolge der mechanischen Reizung zu sprechen. Schon im Jahre 1881 habe ich Versuche veröffentlicht (1) S. 165, aus denen hervorgeht, dass mechanische Reize erst dann Zuckungen auslösen, wenn sie etwa 4 mm tief in die Gehirnsubstanz eindringen. Neuerdings sind Baginsky und Lehmann (11) auf Grund einer neuen Untersuchungsmethode zu ähnlichen Ergebnissen gekommen. Diese Forscher zerstörten bei Kaninchen die Hirnsubstanz dadurch, dass sie dieselbe mittelst eines Röhrchens absogen. Sie sagen: „So lange man bei dem Absaugen des Gehirns graue Substanz entfernt, treten keine Kaubewegungen auf. Sowie aber nach Absaugung der grauen Rinde die weisse Substanz mit dem Absaugungsröhrchen in Angriff genommen wird, sieht man Kaubewegungen und Wendung des Kopfs gegen die Operationsseite hin.

Auch die übrigen Versuche von Baginsky und Lehmann stimmen vortrefflich mit meinen Versuchen an Hunden. Auch sie waren überrascht, dass tiefe mit Zerstörung des geschwänzten Kerns verbundene Zerstörungen ähnliche, nur etwas länger andauernde Folgen haben, wie Verletzungen, die sich auf die Rinde beschränkten.

Dass diese Beobachter bei Kaninchen Störungen von unbegrenzter Dauer nicht sahen, findet seine Erklärung wohl darin, dass die von ihnen vorgenommenen Verstümmelungen nicht gross genug waren. Vielleicht ist es auch bei einem so wenig intelligenten Thier, wie ein Kaninchen, zu schwierig, geringe Störungen wahrzunehmen. Ich möchte vermuthen, dass sie nicht ganz gefehlt haben.

Wenn meine Beobachtungen also durch solche an Kaninchen eine schätzbare Bestätigung erfahren haben, so hoffe ich selbst nach nicht zu langer Frist beweisen zu können, dass ein höher stehendes Thier, der Affe, sich gegenüber Eingriffen in sein Gehirn nicht wesentlich anders verhält wie der Hund.

Was endlich den Menschen betrifft, so könnte die Thatsache, dass ein Hund nach Wegnahme einer ganzen Grosshirnhälfte bei etwas geschwächter Intelligenz im Wesentlichen dieselbe Persönlichkeit bleibt, dazu ermuthigen, die Ausschälung selbst grosser Geschwülste zu wagen, sofern diese sich auf eine Hirnhälfte beschränken. Die Chirurgen bedürfen aber einer solchen Ermuthigung nicht mehr. Horsley (12) hat mit Glück derartige Operationen, wenn auch in bescheidenem Maassstabe, ausgeführt und die Erfolge seiner Thaten stehen in keinem Widerspruch zu meinen Erfahrungen am Hunde.

Verzeichniss der in vorstehender Abhandlung angeführten Literatur.

(1) Goltz, Ueber die Verrichtungen des Grosshirns. Gesammelte Abhandlungen. Bonn 1881.
(2) Goltz, Ueber die Verrichtungen des Grosshirns. Fünfte Abhandlung. Dies Archiv, Band 34 S. 450.
(3) E. Hitzig, Ueber Funktionen des Grosshirns. Berliner klinische Wochenschrift 1886 Nr. 40.
(4) J. Loeb, Beiträge zur Physiologie des Grosshirns. Band 39 dieses Archivs.
(5) J. Loeb, Die Sehstörungen nach Verletzung der Grosshirnrinde. Dieses Archiv Band 34.

(6) v. Gudden, Ueber die Frage der Lokalisation der Funktionen der Grosshirnrinde, Zeitschrift für Psychiatrie Band 42. Verlag von Reimer in Berlin.
(7) Luciani und Seppilli, Die Funktions-Lokalisation auf der Grosshirnrinde. Uebersetzt von Fraenkel. Leipzig 1886. Denicke.
(8) Groeningen, Ueber den Schock. Wiesbaden 1885. Bergmann.
(9) M. Schrader, Zur Physiologie des Froschgehirns. Dies Archiv, Band 41 S. 75.
(10) H. Munk, Ueber die Funktionen der Grosshirnrinde. Berlin 1881. Hirschwald.
(11) A. Baginsky und Lehmann, Zur Funktion des corpus striatum. Virchow's Archiv, 106. Band 1886 S. 258.
(12) Victor Horsley, Brain surgery. London 1887. John Bale u. Sons.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg.)

Technische Hilfsmittel zu physiologischen Untersuchungen.

Von

Prof. **J. Rich. Ewald.**

1. Mittheilung.

Ueber einige Vorrichtungen den electrischen Strom umzukehren.

In diesen Mittheilungen, von denen ich zunächst zwei dem Druck übergebe, sind Untersuchungsmethoden, Apparate und Anordnungen beschrieben, die sämmtlich aus dem Bedürfniss beim praktischen Arbeiten im Verlauf von vielen Jahren hervorgegangen sind. Da sie alle einer allgemeinen Anwendung fähig sind und sich in den verschiedensten Gebieten der Physiologie nützlich erweisen werden, so erscheint ihre selbständige Veröffentlichung gerechtfertigt. Specielle Anwendungen werden meine späteren Arbeiten enthalten, in denen ich immer auf die nachfolgenden Mittheilungen verweisen werde.

1. Die Unterbrechungsräder. Wünscht man einem electrischen Strom in schneller Folge wechselnde Richtung zu geben, so kann man dies bekanntlich durch rotirende Apparate erreichen, bei denen Unterbrechungsräder in verschiedener Weise zur Verwendung kommen. Allen diesen Apparaten sind folgende Eigenschaften gemeinschaftlich, die unter Umständen als grosse Nachtheile empfunden werden. Erstens ist immer eine mehr weniger lange Pause zwischen den Umkehrungen eingeschaltet, da die Contactfedern mit einer Fläche anliegen und es nicht gut möglich ist genau in dem Moment, wenn eine solche Fläche das Contactstück verlässt, einen andern Contact zu schliessen. Ein zeitliches Uebergreifen der beiden Contacte würde aber ebenfalls eine Pause zur Folge haben. Zweitens ist es schwierig eine gegebene Dauer für die einzelnen Umkehrungen zu erreichen und dauernd einzuhalten, wie es andererseits, wenn auch nicht schwer so doch recht umständlich ist eine grade bestehende Rotationsgeschwindigkeit des Apparates genau zu bestimmen. Ferner werden leicht die Contactveränderungen fehlerhaft, indem sich sowohl bei der Schliessung wie bei der Oeffnung der Contacte Unregelmässigkeiten einstellen. Es ist bekannt, dass diese Fehler sehr störend sind, wenn man die Unterbrechung durch eine schleifende Feder bewirkt, die immer von einem Zahn in eine Lücke fällt und dann durch den nächstfolgenden Zahn wieder berührt und abgedrückt wird. Die Feder ist auf diese Weise eine Zeit lang, nämlich so lange sie sich in der Lücke befindet, sich selbst überlassen und die dann auftretenden Eigenschwingungen stören natürlich den folgenden Contact-Schluss erheblich; es kann aber auch bei der Oeffnung zu Unregelmässigkeiten kommen, besonders wenn die Dauer einer Schwingung der Feder sehr kurz ist im Vergleich zur Peripheriegeschwindigkeit des Apparates. Um diese Fehler zu vermeiden, hat man die Lücken zwischen den Zähnen mit nichtleitender Substanz erfüllt, wodurch anfänglich in der That die Contacte sehr genau werden. Bald stellt sich indessen eine neue Fehlerquelle ein. Die Feder schleift bekanntlich von den Zähnen Metalltheilchen ab und überzieht damit die Füllungen der Lücken. So entstehen Anfänge von leitenden Brücken, die eine unregelmässige Oberfläche haben, da das abgeriebene Metall nicht überall gleich gut haftet, und deren Widerstände daher den grössten Schwankungen unterliegen. Es ist leicht verständlich, dass solche Brückenansätze auch wo sie

sich nur spurweise ausgebildet haben für die Contacte sehr schädlich sind.

Ich habe versucht die Contactfehler in folgender Weise zu umgehen. Zwei ganz gleiche Zahnräder, das eine aus Messing das andere aus Elfenbein, wurden auf eine gemeinschaftliche Axe gebracht und direct miteinander fest verbunden. Die Stellung, die die beiden Räder gegeneinander einnahmen, war derart, dass jeder Zahn des Messingrades genau neben einer Lücke des Elfenbeinrades stand und daher auch umgekehrt jeder Zahn des letzteren Rades neben einer Lücke des ersteren. Es waren auch die Zähne bei beiden Rädern genau so gross wie die Lücken. Die schleifende Contactfeder hatte eine Breite, die der Dicke der beiden Räder zusammengenommen entsprach, und konnte in Folge dessen in keine Lücke fallen und daher auch keine Schwingungen machen. War die eine Hälfte nicht mehr über einem Zahn des Messingrades, so war die andere Hälfte dafür über einem Elfenbeinzahn. Andererseits war auch keine Möglichkeit zur Ausbildung einer Bahn vorhanden, da ja in der Rotationsrichtung auf jeden Messingzahn eine Lücke folgte.

Die Untersuchung der Contacte ergab denn auch das gänzliche Fehlen der besprochenen Ungenauigkeiten, und für gewisse Zwecke ist daher diese Anordnung sehr zu empfehlen. Nur darf es nicht darauf ankommen, dass der Strom ganz ohne Schwankungen fliesse, denn schleifende Federn geben nie einen ganz gleichmässigen Contact. Untersucht man einen Strom, der durch eine schleifende Feder hindurchgeht, mit dem Telephon, so hört man immer ein lautes Reibegeräusch, auch wenn die sich berührenden Flächen möglichst sorgfältig geglättet und geölt sind. Ich habe mich lange Zeit bemüht diese Stromschwankungen zu vermeiden und habe auch zu dem Zweck unter Anderem die Flächen des Zahnrades und der Feder amalgamirt. Aber auch dies Verfahren, das überdies die Dauerhaftigkeit des Apparates preisgiebt, war erfolglos, denn selbst wenn die Flächen von einer dünnen Schicht flüssigen Quecksilbers bedeckt waren, verstummten die Geräusche im Telephon nicht. Ohne Weiteres werden wir aber annehmen können, dass Stromesschwankungen, die im Telephon hörbar sind, auch einen Nerv beeinflussen und Stromwender mit schleifenden Federn werden schon aus diesem Grunde häufig zu verwerfen sein.

2. Stromwendung mit einem Element und einer Contactänderung.

In der That kann man mit nur einem Element und einer einzigen Contactänderung den electrischen Strom umkehren und zwar auch derart — das wird im Folgenden immer als Bedingung vorausgesetzt — dass sich die Intensität dabei nicht ändert.



Figur 1.

Die Figur 1 stellt die Stromesverzweigung dar. Wie man sieht, entspricht sie der Wheaston e'schen Brücke. Die Widerstände sind hier wie auch in allen späteren Mittheilungen immer mit w, w_1, w_2, u. s. w., die Intensitäten in denselben Strecken mit i, i_1, i_2, u. s. w. bezeichnet; e mit dem entsprechenden Index bedeutet die electromotorische Kraft. Der Stromzweig, in dem die Richtung wechselt, ist immer durch ein kleines eingeschaltetes Quadrat kenntlich gemacht und die Contactstelle mit C bezeichnet. Die Pfeile ersparen ein Abzeichnen der Figuren falls man die Formeln nachzurechnen wünscht; sie geben die ursprünglich willkürlich angenommenen und nach der Contactänderung beibehaltenen Stromesrichtungen an. Wie üblich, ist die den Pfeilen gleichgerichtete Intensität als die positive bezeichnet.

Damit nun die Intensität i_1 nur ihr Vorzeichen ändere, absolut genommen aber gleich bleibe wenn der Contact bei C geöffnet und geschlossen wird, muss die in der Anmerkung [1]) in bequemer Form

1) $$\frac{e w_2}{w_5(w_1+w_2+w_3)+w_4(w_1+w_2+w_3)+w_1 w_2+w_2 w_3} =$$
$$\frac{e(w_2 w_4 - w_3 w_5)}{w(w_1 w_2+w_1 w_3+w_1 w_4+w_1 w_5+w_2 w_4+w_2 w_5+w_3 w_4+w_3 w_5)+w_5(w_1 w_2+w_1 w_4+w_2 w_3+w_2 w_4+w_3 w_4)+w_1 w_2 w_3+w_1 w_2 w_4+w_2 w_3 w_4}$$

angegebene Bedingung erfüllt sein. Wir wollen einige praktisch wichtigere Fälle herausgreifen.

a) Der Widerstand des Elements mag gegen die anderen Widerstände verschwindend klein sein, die letzteren sollen mit Ausnahme von w_5 untereinander gleich sein. Es ergiebt sich dann die einfachste Anordnung:

$$\begin{aligned} w &= 0 \\ w_1 &= a \\ w_2 &= a \\ w_3 &= a \\ w_4 &= a \\ w_5 &= \frac{a}{5}. \end{aligned} \qquad i_1 = \frac{e}{5a}$$

b) Es braucht aber unter diesen Umständen der Widerstand des Elements nicht verschwindend klein zu sein, vielmehr kann er beliebig wachsen bis er die Grösse a erreicht hat. Es wird dabei w_5 immer kleiner und schliesslich für $w = a$ gleich 0.

$$\begin{aligned} w &= a \\ w_1 &= a \\ w_2 &= a \\ w_3 &= a \\ w_4 &= a \\ w_5 &= 0. \end{aligned} \qquad i_1 = \frac{e}{8a}$$

c) Wird der Widerstand des Elements noch grösser, so darf der Widerstand w_4 nicht mehr den übrigen gleich sein, wohl kann aber nun $w_5 = a$ werden. In diesem Falle kann dann der Widerstand des Elements jede beliebige Grösse annehmen und wir erhalten einen allgemeinen Ausdruck, in dem n alle reellen positiven Werthe von 0 bis ∞ durchlaufen kann.

---

* Hier sei gleich bemerkt, dass die in dieser und der folgenden Mittheilung gegebenen Formeln den doppelten Zweck haben, sowohl die Möglichkeit der geforderten Bedingungen zu beweisen als auch im praktisch gegebenen Falle die Widerstände annähernd bestimmen zu können. Anstatt die letzteren genau zu berechnen und den gefundenen Grössen die Widerstände gleich zu machen, wird man beim praktischen Arbeiten wohl stets das empirische Aufsuchen des richtigen Widerstandes vorziehen. Aber eine annähernde Berechnung ist auch hierbei immer von Vortheil, häufig sogar ganz nothwendig.

$$w = na$$
$$w_1 = a$$
$$w_2 = a$$
$$w_3 = a$$
$$w_4 = \left(1 + \sqrt{\frac{(n+1)\,8}{3}}\right) a$$
$$w_5 = a.$$

Für den Fall, dass die Strecke, in der der Strom umgekehrt werden soll, einen von den übrigen sehr abweichenden Widerstand besitzt, erhält man:

$$w = a$$
$$w_1 = na$$
$$w_2 = a$$
$$w_3 = a$$
$$w_4 = \left(1 + \sqrt{\frac{8n+8}{n+2}}\right) a$$
$$w_5 = a.$$

Diese Methode, den Strom zu wenden ist frei von den oben unter 1) besprochenen Fehlern, die den rotirenden Apparaten anhaften. Da eine einzige Contactänderung den Strom umkehrt, so ist eine Pause völlig ausgeschlossen, jeder Stromunterbrecher wird zum Stromwender, und wenn wir Stimmgabeln zum Unterbrechen des Stroms verwenden, erhalten wir immer genau die gleiche Zahl von Umkehrungen für die Secunde. Auch von den Stromesschwankungen, die durch die schleifenden Federn hervorgerufen werden, ist diese Methode natürlich ganz frei.

3. Stromwendung mit einem Element und zwei Contactveränderungen.

Bei der durch die Fig. 2 erläuterten Stromverzweigung haben wir den Vortheil, dass die Widerstände auf der einen Seite so gross sind wie die der anderen Seite. Die Widerstände w_2 und w_3 brauchen auch kein bestimmtes Verhältniss zueinander zu haben, damit die in Rede stehende Eigenschaft der Stromverzweigung erfüllt wird. Denn es ändert sich mit ihrem Verhältniss zueinander nur die absolute Grösse von i_1, aber es bleibt in jedem Fall

die Intensität nach der Umkehr dieselbe. Wir haben also bei Anwendung dieser Methode nicht nöthig irgend einen Widerstand genauer zu bestimmen als dies durch Schätzung möglich ist. Dafür



Figur 2.

haben wir aber auch die einfache Oeffnung und Schliessung bei der Contactstelle C nicht mehr, sondern es muss abwechselnd der rechte und der linke Stromzweig mit dem mittleren in Verbindung gebracht werden. Sind beide Contacte geschlossen oder sind beide offen, so ist $i_1 = 0$.

Wir fragen nun zunächst, wann i_1 ein Maximum wird, wobei wir voraussetzen, dass w, w_1 und w_2 gegeben sind. Der Einfachheit halber wollen wir $w_1 + w_2 = w_m$ setzen. Es ist

$$i_1 = \frac{e}{w + \frac{w_m w}{w_3} + w_3 + 2w_m}.$$

Dieser Bruch erreicht ein Maximum, wenn w_3 so gewählt wird, dass $\frac{w_m w}{w_3} + w_3$ ein Minimum wird. Wir setzen also den ersten Differentialquotienten gleich 0 und erhalten

$$w_3 = \sqrt{w_m w}.$$

Ist also die Intensität möglichst gross, so ist der Widerstand nur um $w_m + 2\sqrt{w_m w}$ grösser als bei der gewöhnlichen Anordnung der Stromstrecken w und w_m zum einfachen Kreise.

Wir erhalten demnach als günstigste Anordnung

$$\begin{aligned} w &= a \\ w_1 + w_2 &= b \\ w_3 &= \sqrt{ab} \end{aligned} \qquad i_1 = \frac{e}{a + 2b + 2\sqrt{ab}}.$$

Doch ist es, wie schon erwähnt, ja gar nicht nöthig, diesen günstigsten Werth für w_3 einzuhalten.

Als specielle Anwendungen dieser Methode erwähne ich:

a) Bei der Pouillet'schen Zeitmessung kann diese Anordnung sehr gute Dienste leisten. Wenn die Zeitstrecke, die gemessen werden soll, nicht durch eine Contactschliessung und eine daraufffolgende Oeffnung begrenzt werden kann, sondern zwischen zwei Oeffnungen oder zwischen zwei Schliessungen oder endlich zwischen einer vorhergehenden Oeffnung und einer nachfolgenden Schliessung liegt, so hat man sich immer durch Oeffnung und Schliessüng von guten Nebenleitungen zu helfen gesucht. Aber gute Nebenleitungen haben immer schwerfällige Contacte und zu ihrer Bewegung gehören grosse Kräfte, wenn nicht Zeit verloren gehen soll. Bei Anwendung obiger Stromverzweigung ist man ganz unabhängig von der Grösse der Widerstände und kann daher die Contacte so leicht beweglich machen als es überhaupt angeht. Wir erhalten nämlich jedesmal erst Schliessung des Stromes i_1 und nachher Oeffnung bei folgenden Combinationen:

Erstens bei Oeffnung von w'_2 und folgender Oeffnung von w_2, wenn vorher beide Contacte geschlossen waren.

Zweitens bei Schliessung von w'_2 und folgender Schliessung von w_2, wenn vorher beide Contacte geöffnet waren.

Drittens bei Oeffnung von w'_2 und nachfolgendem Schluss desselben Contactes, während der andere Contact — w_2 — immer geschlossen ist. Kann man in diesem Falle die beiden Contactänderungen nicht räumlich auf dieselbe Stelle bringen und denselben Contact für Oeffnung und Schliessung verwenden, so braucht man ja nur zwei parallele Stromzweige w'_2 anzubringen, von denen jeder den Widerstand von w_2 hat. Ursprünglich ist nur der eine geschlossen. Er wird bei Beginn der Zeitmessung geöffnet und darauf dann der andere geschlossen.

b) Um die beiden Contactveränderungen möglichst schnell hintereinander auszuführen, kann man sich der Hembholtz'schen

Wippe bedienen, wenn man die beiden Seiten des Balkens in leitende Verbindung bringt (siehe Fig. 4). Mit dem Balken wird w_1 verbunden.

c) Eine rhythmische Stromesumkehr erhält man bei Anwendung einer Stimmgabel. Beide Zinken derselben sind mit nach unten gerichteten Contactspitzen versehen, die in Quecksilber tauchen. Die beiden Quecksilbermassen, die natürlich voneinander isolirt sein müssen, sind mit w_2 und w'_2 verbunden. Die Stimmgabel bildet das Ende von w_1. Da nun die Zinken gegeneinander schwingen, so kann man es durch Regulirung des Quecksilberniveaus bei beiden Contacten leicht dahin bringen, dass sich die beiden Contacte zeitlich grade berühren. Man erhält dann Umkehrungen ohne Pause und wenn die Contactspitzen in der Ruhelage das Quecksilberniveau grade berühren, auch Umkehrungen von gleicher Dauer.

Schaltet man bei w_1 die primäre Spirale eines Schlitteninductoriums ein und blendet man in bekannter Weise mit Hilfe eines Relais die Schliessungsinductionsschläge ab, so erhält man also nur Oeffnungsschläge, die in leicht bestimmbaren immer gleichen Zeitabständen aufeinander folgen und die bei dieser Anordnung beständig ihre Richtung wechseln.

4. Stromwendung mit zwei Elementen und einer Contactveränderung.

Diese Methode gewährt gegenüber der unter 2) beschriebenen den Vortheil, dass die Intensität des umzukehrenden Stromes verhältnissmässig sehr gross ist[1]).

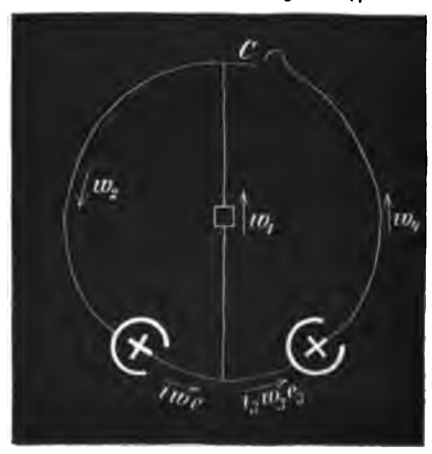
Die electromotorischen Kräfte der beiden Elemente (s. Fig. 3) werden als einander gleich vorausgesetzt, kann man dann auch ihre Widerstände als verschwindend klein betrachten, so ergiebt sich ein sehr einfacher Fall;

$$\begin{aligned} e &= e_3 \\ w = w_3 &= 0 \\ w_1 &= a \\ w_2 &= a \\ w_4 &= \frac{a}{4}. \end{aligned} \qquad i_1 = \frac{e}{2a}$$

1) Die Bedingung lautet:

$$\frac{e}{w+w_1+w_2} = \frac{e_3(w+w_2)-e(w_3+w_4)}{w(w_1+w_3+w_4)+w_3(w_1+w_2)+w_4(w_1+w_2)+w_1w_2}.$$

Lässt man die immer einander gleich angenommenen Widerstände der Elemente wachsen, so muss w_4 immer kleiner werden und erreicht den Werth 0 für $w = w_3 = (\sqrt{2} - 1)a$.



Figur 3.

Für noch grössere Widerstände der Elemente darf dann w_3 nicht mehr gleich w_1 bleiben, wohl aber kann nun $w_4 = w_1$ sein. Da nun aber auch häufig der Fall eintreten wird, dass w_1 einen von den übrigen sehr abweichenden Widerstand hat, so ist es bequem die allgemeine Form zu kennen.

$$e = e_3$$
$$w = w_3 = na$$
$$w_1 = ma$$
$$w_2 = \left(1 + \sqrt{n^2 + 2n + 2nm + 2m + 1}\right) a$$
$$w_4 = a.$$

5. Stromwendung mit zwei Elementen und zwei Contactänderungen.

Die bereits oben (S. 475) erwähnte Wippe, die am einfachsten aus einem in ganzer Ausdehnung leitenden Balken construirt wird, wie sie die folgende Figur 4 darstellt, kehrt unter Anwendung von zwei gleichen Elementen den Strom nach verschwindend kleiner Pause um.

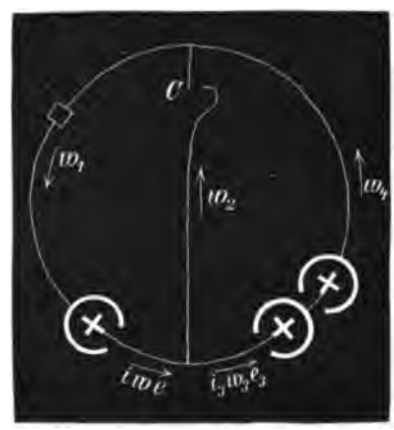
* Bei dieser Stromverzweigung und ebenso bei der unter Nr. 6 beschriebenen ist der Widerstand der Elemente als besonderer Theil der Stromstrecken, in denen sie sich befinden behandelt worden. Hierdurch sind die Formeln etwas länger geworden, dafür aber die Bedingungen für die angeführten speciellen Fälle bedeutend übersichtlicher.

6. Stromwendung mit drei Elementen und einer Contactveränderung.

Ich beschreibe diese Methode zunächst der Vollständigkeit wegen. Sie ist übrigens unter Umständen der unter 4) besprochenen Anordnung vorzuziehen, weil bei ihr die Elemente immer geschlossen bleiben [1]).



Figur 4.



Figur 5.

Wir nehmen an, dass die electromotorische Kraft der beiden Elemente zusammen, die mit e_3 bezeichnet ist, doppelt so gross wie die des einen Elementes e ist, d. h. dass die Elemente sämmtlich gleiche electromotorische Kräfte besitzen. Auch ihr Widerstand ist als gleich vorausgesetzt und daher immer $w_3 = 2w$. Verschwindet nun der Widerstand in den Elementen gegen die übrigen Widerstände, so haben wir:

$$
\begin{aligned}
e_3 &= 2e \\
w &= 0 \\
w_1 &= na \\
w_2 &= \frac{a}{2n+2} \\
w_3 &= 0 \\
w_4 &= a.
\end{aligned}
$$

Ist der Widerstand in den Elementen nicht verschwindend klein, sondern wird $w = a$, so kann man auch $w_4 = a$ machen und erhält dann:

---

1) Die Bedingung lautet:

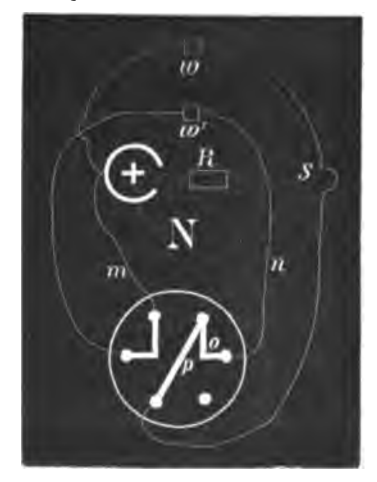
$$\frac{e - e_3}{w + w_1 + w_3 + w_4} = \frac{e_3 w_2 - e(w_2 + w_3 + w_4)}{w(w_2 + w_3 + w_4) + w_3(w_1 + w_2) + w_2(w_1 + w_4) + w_1 w_4}.$$

$$e_3 = 2e$$
$$w = a$$
$$w_1 = na$$
$$w_2 = \frac{9a}{2n+8}$$
$$w_3 = 2a$$
$$w_4 = a.$$

2. Mittheilung.

Eine neue Verwendung der Pohl'schen Wippe.

Die Pohl'sche Wippe, die uns dazu dient den electrischen Strom umzukehren oder nach Entfernung des Kreuzes eine Stromstrecke mit einer anderen zu vertauschen und die schliesslich zum kreuzlosen Wippenpaar verbunden zur Vertauschung zweier Stromstrecken miteinander verwendet werden kann, gestattet auch in einfachster Weise zwei Stromstrecken bald nebeneinander bald hintereinander zu schalten. Zu dem Zweck entfernt man nur das eine Glied des Kreuzes, was wohl immer leicht ausführbar ist, weil die beiden Arme in Folge der nothwendigen electrischen Isolirung auch mechanisch unverbunden zu sein pflegen. Die folgenden Figuren, die die Wippe von oben gesehen zeigen, aber ohne das isolirende Mittelstück der eigentlichen Wippe und ohne die bei der betreffenden Stellung überflüssigen Schenkel, erläutern den Gang des electrischen Stromes.



Figur 1.



Figur 2.

Es sollen w' und w zwei Widerstände darstellen, bei S möge ein Schlüssel eingeschaltet sein. Die Figur 1 zeigt dann w' und w nebeneinander, die Figur 2 dagegen hintereinander geschaltet. Die Buchstaben N und H deuten die Art der Schaltung an.

Als specielle Verwendung dieser bequemen Umschaltung sei erwähnt:

a) Wenn man an Stelle von w einen Wagner'schen Hammer und an Stelle von w' die primäre Spirale eines Inductionsapparates einschaltet, so befindet sich der Hammer bald im Hauptkreise, bald in einer Nebenschliessung und man kann auf diese Weise eine der Helmholtz'schen entsprechende Anordnung mit der gewöhnlichen schnell abwechseln lassen. Oeffnet man bei Nebenschaltung den Schlüssel bei S, so ist der Wagner'sche Hammer ganz ausgeschaltet.

b) Es wird die Aufgabe gelöst zu einem gegebenen Widerstand a den Widerstand w zu addiren und zu subtrahiren.

Man kann bei w' und w Widerstände einschalten, die sich so zu einander verhalten, dass $w' = \frac{1}{2}(1+\sqrt{5})w$ ist, dann wird zu dem im Kreise vorhandenen Hauptwiderstand, der sich bei R befindet, und w' der Widerstand w je nach der Stellung der Wippe addirt oder subtrahirt. Wir bekommen nämlich die Widerstände

$$R+\tfrac{1}{2}(1+\sqrt{5})w+w \text{ und } R+\frac{\frac{1}{2}(1+\sqrt{5})w^2}{\frac{1}{2}(1+\sqrt{5})w+w}=R+\tfrac{1}{2}(1+\sqrt{5})w-w.$$

Ist also bei der Stellung der Wippe von Figur 1 (Nebenschaltung) der Schlüssel S geöffnet, so befindet sich im Kreise der Widerstand $R + w' = a$. Durch Schliessung der Leitung bei S und darauf folgende Umlegung der Wippe erhält man erst eine Abnahme und dann eine Zunahme des Widerstandes um w, so dass man also a, $a-w$, und $a+w$ miteinander vertauschen kann. Hierbei müssen allerdings die Widerstände in der Wippe selbst, die mit p und o bezeichnet sind, und die Widerstände in den kurzen Verbindungsdrähten m und n, da sie bei der Hintereinanderschaltung (Figur 2) ausgeschaltet sind, verschwindend klein sein. Die Widerstände der anderen Verbindungsdrähte können aber leicht mit verrechnet werden [1]).

1) Sollten die Widerstände in der Wippe p und o und die in den Verbindungsdrähten m und n nicht verschwindend klein gemacht werden können, so kann man auch schliesslich sie mit in Rechnung ziehen. Man erhält dann

Die Intensität des Hauptstromes beträgt für die Einheit der electromotorischen Kraft bei Einschaltung des mittelgrossen Widerstandes $\frac{1}{a}$. Sie steigt um $\frac{w}{a^2 - aw}$, wenn der Widerstand a um w abnimmt und sinkt um $\frac{w}{a^2 + aw}$, wenn der Widerstand von a auf $a + w$ steigt.

Daraus geht hervor, dass die Intensitätszunahme nie der Intensitätsabnahme gleich werden kann, wenn der Widerstand um gleiche Grössen schwankt. Denn die Differenz $\frac{w}{a^2 - aw} - \frac{w}{a^2 + aw}$ kann nie 0 werden.

Kommt es aber darauf an diese Differenz möglichst klein zu machen, so muss man — a constant vorausgesetzt — w möglichst klein machen. Dies leuchtet ohne Weiteres ein, wenn man die Differenz auf die Form des Quotienten $\frac{2a}{\left(\frac{a^2}{w}\right)^2 - a^2}$ bringt. Ueberdies ist ja von vornherein klar, dass der Werth des Bruches $\frac{1}{a-w}$ nicht um gleiche Grössen abnimmt, wenn man den Nenner jedesmal um w vergrössert.

c) Es wird die Aufgabe gelöst zu einer gegebenen Intensität $\frac{1}{a}$ die Intensität $\frac{1}{m}$ zu addiren und zu subtrahiren.

Giebt man die Gleichheit der Widerstandsschwankungen auf, so kann man die Intensität um gleiche Grössen schwanken lassen. Unter Beibehaltung der bereits gebrauchten Bezeichnungen ergiebt sich:

$$\frac{1}{a} = \frac{1}{R + w'}$$

$$\frac{1}{a} + \frac{1}{m} = \frac{1}{R + \frac{w'w}{w' + w}}$$

---

aber eine neue Beziehung zwischen w' und w, die erfüllt sein muss, damit die Widerstände, um die der Widerstand a schwankt, gleich werden. Es ergiebt sich für diesen Fall, wenn wir $p + o + m + n = s$ setzen,

$$w' = \frac{1}{2}\left(w - s + \sqrt{sw^2 - 6ws + s^2}\right)$$

und der Widerstand um den dann a grösser oder kleiner wird, beträgt nun $w - s$.

$$\frac{1}{a} - \frac{1}{m} = \frac{1}{R+w'+w}.$$ [1]

Hieraus folgt:

$$w = \frac{a^2}{m-a}$$ [2]

$$w' = \frac{a^2}{2(m+a)}\left(1+\sqrt{\frac{5m+3a}{m-a}}\right).$$

Ein Beispiel möge diese Verwendung der Wippe verdeutlichen.

Hat man die Stromstärke 1 Amp. und will man dieselbe um ½ Amp. wachsen und abnehmen lassen, so dass man also 1 Amp., 3/2 Amp. und ½ Amp. zur Verfügung hat, so ergiebt sich

$a = 1$ Ohm	$w = 1$ Ohm
$m = 2$ „	$w' = 0{,}767$ . . Ohm
	$R = 0{,}232$ . . „

Wenn also in Figur 1 das Element die electromotorische Kraft von 1 Volt. besitzt, so hat man unter diesen Umständen bei geöffnetem Schlüssel S die Stromstärke von 1 Amp., schliesst man darauf den Schlüssel, so steigt die Stromstärke auf 3/2 Amp., legt man darauf die Wippe um (Fig. 2), so sinkt die Stromstärke auf ½ Amp. herab.

Die beiden letzten unter b) und c) geschilderten Anordnungen stellen nur specielle Fälle vor. Es lag mir daran zu zeigen, dass die Methoden auch in diesen Fällen zum Ziele führen. Häufiger wird man den Wunsch haben einen Widerstand oder eine Intensität zu vergrössern und zu verkleinern, ohne dass es darauf ankommt, dass die Schwankungen genau einander gleich sind. Dann ist es nicht mehr nöthig von a einen Theil, w', abzuzweigen, wie es bisher geschehen ist, sondern wir können das ganze a mit w neben-

---

1) Auch hier ist wieder angenommen, dass die Widerstände $p+o+m+n=s$ verschwindend klein sind. Doch kann man auch hier s mit in Rechnung ziehen und $\frac{1}{a} - \frac{1}{m} = \frac{1}{R+w'+w-s}$ setzen. Es wird dann $w = \frac{a^2}{m-a} + s$ und $w' = \frac{a}{2(m+a)}\left(a+\sqrt{\frac{5ma^2+3a^3+4s(m^2-a^2)}{m-a}}\right)$.

2) Es muss also immer $m > a$ sein d. h. man kann zu der gegebenen Intensität immer nur eine kleinere addiren und subtrahiren.

einander oder hintereinander verbinden. Ist eine Abzweigung von dem gegebenen *a* überhaupt nicht möglich, so ist man gezwungen auf die Gleichheit der Schwankungen zu verzichten, aber wir können in bequemer Weise mit nur einem Rheostaten bald die Zunahme, bald die Abnahme des gegebenen Widerstandes verändern.

d) Es lassen sich durch die Wippe zwei Elemente oder zwei Gruppen von Elementen bald nebeneinander bald hintereinander schalten. Zu diesem Zwecke hat Poggendorf[1]) eine besondere Wippe angegeben, die für eine beliebige Anzahl von Elementen construirt werden kann und dann sämmtliche Elemente hinter- oder nebeneinander zu schalten gestattet. Mit dieser könnte man natürlich auch die oben besprochenen Aufgaben lösen. Der Verwendung der Pohl'schen Wippe zu diesem Zweck kommt es zu Gute, dass sich das Instrument bereits überall vorfindet.

Ueber den Druck in den Blutkapillaren.

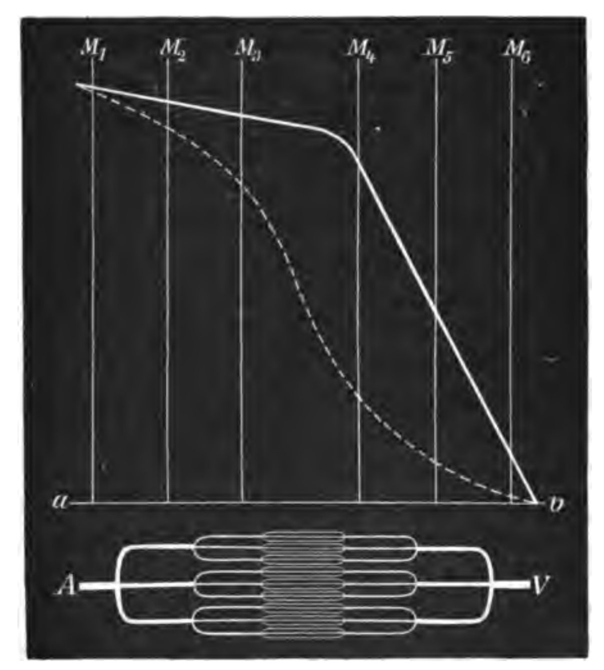
Von

A. Fick.

In der Lehre vom Blutkreislaufe nimmt man in der Regel als selbstverständlich an, dass die Widerstände in einer Zone des Gefässsystemes um so grösser sind, je enger die Gefässlumina derselben sind. Demgemäss liest man oft die Behauptung, dass der Hauptwiderstand in der Zone der eigentlichen intermediären Capillaren liege. Es hat zwar schon Volkmann darauf aufmerksam gemacht, dass man sich vom Widerstand in den Capillaren nicht eine übertrieben grosse Vorstellung machen dürfe, weil in ihnen die Geschwindigkeit sehr gering ist, von welcher der Widerstand ausser vom Röhrenquerschnitte abhängt. Es dürfte aber trotzdem im Allgemeinen auch heute noch die Meinung die herrschende sein, wonach ein sehr grosser Theil des Widerstandes auf die Capillaren entfällt und wonach ferner eine Zone vor den Capillaren im arteriellen Theile des Systemes gerade so viel Wider-

1) Pogg. Ann. 61 p. 586.

stand bietet als eine Zone mit gleich engen Röhren hinter den Capillaren im venösen Theile. Dem Widerstande in einer Zone des Gefässsystemes muss aber bei beharrlichem Strome die in ihr wirksame treibende Kraft gleich sein, d. h. die Differenz des Druckes am Anfang und am Ende derselben oder — wie man es zweckmässig ausdrücken kann — das in ihr herrschende „Gefälle“. Man könnte sich hiernach sofort eine ungefähre Vorstellung machen von dem Gange der Druckabnahme in dem Theile des Gefässsystemes, in welchem keine starke Wellenbewegung mehr statt hat, also von den Arterien kleinen Calibers mit — sagen wir — etwa 2 mm lichtem Durchmesser bis zu den Venen entsprechenden Calibers. Wir wollen uns eine solche Gegend des Gefässsystemes auf ein möglichst einfaches Schema gebracht denken, wie es Fig. 1 bei *AV* dargestellt ist. Die Stammarterie *A* theile



Figur 1.

sich in 3 Aeste, jeder Ast in 3 Zweige und nach der dritten Theilung sammeln sich die Capillaren wieder in 3 Abstufungen zur Stammvene *V*. Nach der Anschauung, die, wie mir scheint, den meisten bekannten Darstellungen der Lehre vom Blutkreislaufe zu Grunde

liegt, müsste die Druckabnahme von A nach V etwa den Gang nehmen, der durch die punktirte Curve bezogen auf die Gerade av als Abscissenaxe dargestellt wird, sie fällt über den Capillaren am steilsten ab.

Es ist unzweifelhaft richtig, dass in einem einzelnen unverzweigten Röhrchen dieses Schemas auf der arteriellen Seite derselbe Widerstand stattfindet, also auch dasselbe Gefälle herrschen muss wie in einem Röhrchen der venösen Seite von gleichem Caliber, weil in beiden dieselbe Geschwindigkeit herrscht. Diese Gleichheit der Verhältnisse für die venöse und arterielle Seite findet aber nicht mehr statt, sowie man das Gefälle im Ganzen über die Vezweigungsstellen hinaus betrachten will. An den Verzweigungsstellen auf der arteriellen Seite nimmt nämlich die Geschwindigkeit ab, an denen der venösen Seite nimmt sie zu, weil auf jener Seite das Gesammtstrombett grösser, auf dieser kleiner wird und durch den Querschnitt des Gesammtstrombettes überall in der Zeiteinheit dieselbe Flüssigkeitsmenge strömen muss. Ich möchte sagen, unser mechanischer Instinkt bringt uns auf die Vermuthung, dass, wo eine Verengerung des Gesammtstrombettes stattfindet, ein besonderes Gefälle erforderlich ist, und dass umgekehrt an einer Erweiterungsstelle ein kleineres Gefälle ausreicht, um den Strom im Gange zu halten. Solche Erscheinungen hat auch schon Volkmann an seinen Röhrenschemen bemerkt und sie mit dem Namen der positiven und negativen Stauung bezeichnet.

Auf Grund derartiger Ueberlegungen habe ich schon vor längerer Zeit (in der 2. Auflage meines Compendiums der Physiologie. Siehe auch 3. Aufl. S. 243) die Ansicht ausgesprochen, dass die Druckabnahme längs der kleinen Arterien, Capillaren und Venen einen ganz anderen Gang nimmt als die punktirte Curve Fig. 1. Nach dieser Ansicht würde vielmehr das Gefälle auf der arteriellen Seite bis zum Ende der Capillaren ausserordentlich gering sein, so dass also in diesen ein Druck anzunehmen wäre, welcher hinter dem in den kleineren Arterien herrschenden — also auch hinter dem mittleren Drucke der grossen Arterien — nur sehr wenig zurückbleibt. Das Hauptgefälle findet nach dieser Ansicht in den Anfängen des venösen Systemes statt. Der Gang der Druckabnahme in den kleinen Arterien, Capillaren und kleinen Venen würde sich hiernach etwa so gestalten, wie es in Fig. 1 durch die ausgezogene Curve dargestellt ist.

Soweit ich der Literatur gefolgt bin, hat diese Ansicht weder beistimmende noch widerlegende Beachtung gefunden. Es hat dies auch nichts Auffälliges, denn einerseits war meine Ansicht bloss in einem Lehrbuche ausgesprochen und andererseits war es mir bisher nicht möglich, einen strengen Beweis dafür zu liefern, weder einen theoretischen noch einen experimentellen. Die theoretischen Beweise aus den Principien der Hydrodynamik zu führen, bin ich leider auch heute noch nicht im Stande, aber experimentell kann ich jetzt meine Ansicht an einem dem Gefässsystem in den wesentlichen Punkten nachgebildeten Schema ganz anschaulich demonstriren.

Das Schema habe ich mir aus trichotomisch verzweigten, durch Kautschuk verbundenen Glasröhren hergestellt, genau wie es in Fig. 1 bei *A V* dargestellt ist. Die trichotomische Verzweigung habe ich einer an sich wohl näher liegenden dichotomischen aus folgendem Grunde vorgezogen. Es musste natürlich vor Allem die Eigenthümlichkeit des Gefässsystemes im Schema wiedergegeben werden, dass der Durchmesser des einzelnen Zweiges kleiner ist als der des Stammes, dass aber die Summe der Querschnitte der Zweige den Querschnitt des Stammes übertrifft. Wollte man nun unter Beobachtung dieses Verhältnisses bis zu einem Gesammtquerschnitte kommen, der ein namhaftes Vielfaches des ersten Stammquerschnittes ausmacht und zwar so, dass in der letzten Verzweigungsstufe der Querschnitt des einzelnen Rohres erheblich kleiner ist als der erste Stammquerschnitt, so müsste man sehr viele Verzweigungsstufen nehmen, was die Herstellung des Apparates bedeutend erschweren würde. Bei trichotomischer Theilung kommt man mit weniger Verzweigungsstufen zu diesem Ziele. In meinem Schema hat das erste Stammrohr etwa 8 mm Durchmesser, und es beträgt allemal der Durchmesser der Zweige etwa $^3/_4$ von dem des Stammes. Die Zweige dritter Ordnung (die Capillaren repräsentirend) haben also einen Durchmesser von nahezu 3,2 mm und der Querschnitt eines Zweiges dritter Ordnung beträgt beiläufig 7,6 mm, etwas unter $^1/_6$ vom Querschnitte des ersten Stammes, welcher ungefähr 48 mm beträgt. Dagegen ist der Gesammtquerschnitt des Systemes in der Zone der Zweige dritter Ordnung mehr als das Vierfache vom Querschnitte des Stammes, nämlich rund 205 mm. Die Verhältnisse dieses Schemas dürften ungefähr den Vorstellungen entsprechen, die man sich vom Gange der Erweite-

rung des Gesammtstrombettes bei gleichzeitiger Abnahme des Querschnittes der einzelnen Röhren im Gefässsysteme zu machen pflegt. Natürlich lässt sich das Schema nicht ganz in einer Horizontalebene ausbreiten (wie es in der Figur dargestellt ist), vielmehr legen sich die Zweige höherer Ordnung theilweise etwas übereinander, doch beträgt die grösste Höhendifferenz kaum 3 cm, und auf den Gang der Erscheinungen kann dies ohnehin keinen Einfluss haben, wenn nur der Anfang und das Ende in einer Horizontalebene liegen.

An sechs Punkten des Schemas waren kleine Seitenzweige angebracht und mit senkrechten oben offenen Glasröhren verbunden, um den Druck an diesen Stellen in Wasserhöhe zu beobachten. Die Steigröhren sind in der Figur 1 als senkrechte Linien dargestellt und mit M_1 bis M_6 bezeichnet.

Lässt man durch das System einen constanten Strom fliessen, so stellen sich die Manometer M_1 M_2 M_3 genau in eine gerade von links nach rechts abfallende Linie und ebenso die Manometer M_4 M_5 M_6, aber die Gerade, welche die oberen Enden der Säulen M_4 M_5 M_6 verbindet, ist ausserordentlich viel steiler gegen den Horizont geneigt als die, welche durch die Enden der Säulen von M_1 M_2 M_3 geht. In einem Versuche, in welchem 1 Liter in 26 Secunden das Schema durchfloss, zeigte das Manometer M_1 55 cm Wasserdruck, das Manometer M_3 52 cm, es kam also auf 20 cm Röhrenlänge auf der arteriellen Seite ein Gefälle von nur 3 cm. Das Manometer M_4 zeigte 45 und M_6 nur 6 cm Wasserdruck. Auf der venösen Seite betrug also das Gefälle auf 20 cm Röhrenlänge 39 cm, das dreizehnfache von dem entsprechenden Gefälle auf der arteriellen Seite. Diesem Versuche entspricht genau die ausgezogene, aus zwei geraden Stücken bestehende Curve der Fig. 1, die ich nach Gutdünken durch ein gekrümmtes Stück im Zwischenraume zwischen M_3 und M_4 ergänzt habe. Bei anderen Stromgeschwindigkeiten ergaben sich ganz ähnliche Verhältnisse des Gefälles auf der arteriellen und venösen Seite des Schemas.

Dass auch bei weiterer Verzweigung nach demselben Gesetze in mehr als drei Stufen die Erscheinung im Wesentlichen dieselbe bleiben würde, lässt sich daraus schliessen, dass sie sich schon bei Verzweigung in bloss zwei Stufen (bis zu 9 Zweigen) genau eben so zeigt. Wenn aber die Hinzufügung einer dritten Verzweigungsstufe nichts am Wesen der Erscheinung ändert, so ist man berechtigt zu behaupten, dass auch die Hinzufügung weiterer Verzwei-

gungsstufen nichts ändern wird. Hiernach dürfte also der Satz als experimentell bewiesen zu betrachten sein: Im Blutgefässsystem herrscht bis zu den Capillaren ein sehr unbedeutendes Gefälle, so dass in diesen noch nahezu der arterielle Blutdruck besteht; in den Anfängen des venösen Abschnittes sinkt er dann sehr rasch zu den in den Venen mittleren Calibers beobachteten schon sehr geringen Werthen.

Beim Versuche, die beobachtete Erscheinung zu erklären, ist man einer Täuschung ausgesetzt, vor der ich ausdrücklich warnen möchte, da ich mich ihr selbst bei der ersten Ueberlegung hingegeben habe. Es liegt nahe folgendermaassen zu schliessen: An einer Verzweigungsstelle auf der arteriellen Seite nimmt die Geschwindigkeit ab, also müssen hier die Widerstände über die treibenden Kräfte das Uebergewicht haben, oder das Gefälle muss kleiner sein als die Widerstände. Auf der venösen Seite nimmt an jeder Verzweigungsstelle die Geschwindigkeit zu, da müssen also die beschleunigenden Kräfte d. h. das Gefälle grösser sein als die Widerstände. Diese Ueberlegung ist an sich ohne Zweifel richtig, dass sie aber nicht zur Erklärung der Gefälleverhältnisse in unserem schematischen Versuche ausreicht, sieht man sofort, sowie man die numerischen Werthe der wirklich beobachteten Geschwindigkeiten in Betracht zieht. In dem der Fig. 1 zu Grunde liegenden Versuche betrug z. B., da 1 Liter der durch das 8 mm weite Rohr in 26″ ausfloss, die mittlere Geschwindigkeit in der Stammarterie und Stammvene in runder Zahl 80 cm per Secunde. In den 27 Röhrchen, welche den Capillaren entsprechen, deren Gesammtquerschnitt etwas grösser als das Vierfache des Stammquerschnittes ist, betrug also die mittlere Geschwindigkeit nahezu 19 cm per Secunde. Es fand also auf der arteriellen Seite eine mittlere Verzögerung, auf der venösen eine Beschleunigung von 61 mm auf die Secunde statt. Zu dieser Verzögerung und Beschleunigung genügt aber die Steigung resp. ein Fall von noch nicht ganz 2 cm.

Man sieht leicht, dass eine dementsprechende Aenderung an den Ordinaten der ausgezogenen Curve (Fig. 1) ihren Charakter kaum merklich ändern würde. Der Gang der Druckcurve längs des verzweigten Gefässsystemes muss also durch die besonderen Verhältnisse der Widerstände an den Verzweigungsstellen bedingt sein. Mit anderen Worten, es muss an einer Verzweigungsstelle,

wo das Strombett wächst, der Widerstand besonders klein, an einer, wo das Strombett abnimmt, besonders gross sein.

Zum Schlusse muss ich noch bemerken, dass der beschriebene Versuch eine sehr anschauliche und leicht ausführbare Vorlesungsdemonstration bildet, da die verzweigten Röhrchen von jedem einigermaassen geschickten Glasbläser mit der grössten Leichtigkeit hergestellt werden können.

Ueber die von v. Kries wider die Theorie der Gegenfarben erhobenen Einwände.

I. Mittheilung.

Ueber die Unabhängigkeit der Farbengleichungen von den Erregbarkeitsänderungen des Sehorgans.

Von

Ewald Hering,
Professor der Physiologie an der deutschen Universität Prag.

Die von mir im XLI. Bande dieses Archivs gegebene Beleuchtung eines von v. Kries versuchten Angriffs auf meine Theorie des Farbensinnes hatte, wie ich schon dort betonte, nur den Zweck, dasjenige, was ich nach der Meinung des Genannten behauptet haben sollte, mit demjenigen vergleichend zusammenzustellen, was ich wirklich gesagt habe. In der vorliegenden und einigen folgenden Abhandlungen dagegen beabsichtige ich, auch diejenigen Einwendungen von v. Kries zu berücksichtigen, welche sich gegen wirklich von mir Gesagtes richten.

Die, wie mir schien, unzulässige Art, in welcher v. Kries in seiner Abhandlung „Zur Theorie der Gesichtsempfindungen" [1])

1) Archiv für Anat. und Physiol. von Du Bois-Reymond, Physiol. Abth. 1887.

vorgegangen war, brachte mich seiner Zeit zu dem Entschlusse, von jeder weiteren Besprechung seiner Einwendungen abzusehen. Nachdem jedoch v. Kries in seiner jüngsten Erwiderung [1]) eine Erklärung abgegeben hat, welche seinen Bemerkungen den verletzenden Sinn nehmen soll, den ich in ihnen finden zu müssen glaubte, und nachdem ich einmal alle seine Einwendungen öffentlich als unrichtige bezeichnet habe, fühle ich mich verpflichtet, eine besondere Widerlegung derselben zu geben, obgleich eine solche, wie das Folgende lehren wird, in meinen früheren Abhandlungen schon mit enthalten ist.

Der Leser fürchte jedoch nicht, dass ich mich auf eine blosse Polemik beschränken werde. Die von Kries erhobenen Einwände werden mir vorwiegend nur als Anknüpfungspunkte für Erörterungen dienen, welche ich meinen langjährigen experimentellen und theoretischen Untersuchungen über den Gesichtssinn entnehme. Lieber freilich hätte ich die Mittheilung derselben für eine zusammenhängende Darstellung meiner Theorie des Gesichtssinns noch zurückgehalten. Nachdem ich aber bereits mit einer bruchstückweisen Veröffentlichung [2]) begonnen habe, will ich darin fortfahren, bitte aber den Leser dort, wo ihm der innere Zusammenhang der Bruchstücke nicht sogleich zu Tage tritt, sein Urtheil bis dahin zurückzuhalten, wo er sich eine Uebersicht über das Ganze verschafft haben wird.

I.

Die Grösse des Reizungsvermögens oder der Reizwerth, den ein Reizmittel für eine lebendige Substanz hat, hängt im Wesentlichen ab 1. von der Art des Reizmittels, 2. von der Stärke desselben, 3. von der Art der lebendigen Substanz, 4. von dem jeweiligen Zustande derselben.

Bei derselben Stärke kann also dasselbe Reizmittel für dieselbe Substanz, je nach dem inneren Zustande der letzteren, einen

1) Dieses Arch. XLI. Bd. S. 389.

2) Ueber individuelle Verschiedenheiten des Farbensinns. Lotos 1886. Ueber Newton's Gesetz der Farbenmischung. Lotos 1885. Ueber die Theorie des simultanen Contrastes von Helmholtz. Dieses Arch. Bd. XL, XLI und XLII.

sehr verschiedenen Reizwerth haben. Bedarf man zur Erzielung ganz desselben Reizerfolges das einemal einer doppelt so grossen Stärke des Reizmittels als das anderemal, so hat im ersten Falle das Reizmittel bei gleicher Stärke nur den halben Reizwerth für die Substanz, daher man die Stärke des Reizmittels verdoppeln muss, um denselben Reizerfolg zu erhalten. Man pflegt aber gewöhnlich nicht zu sagen, der Reizwerth des Reizmittels, sondern die Erregbarkeit der lebendigen Substanz sei im zweiten Falle doppelt so gross wie im ersten. Im Grunde wäre es gleichgültig, welche Ausdruckweise man wählt; da aber die Veränderung des Reizwerthes ihren Grund in einer Veränderung der lebendigen Substanz und nicht des Reizmittels hat, so ist die übliche Ausdrucksweise vorzuziehen.

Der Reizwerth eines qualitaliv und quantitativ bestimmten Reizmittels r wächst hiernach direct proportional der Erregbarkeit, und wir können daher diesen Reizwerth durch das Product er ausdrücken, wenn e die Grösse der Erregbarkeit bezeichnet. Die Grösse er ist also der mit Einrechnung der jeweiligen Erregbarkeit bestimmte Reizwerth. Ich habe diese Grösse als das Moment des Reizmittels, kurz als das Reizmoment von r bezeichnet. Von der Grösse des Reizmomentes hängt die Grösse des Reizerfolges ab. Das Gesetz dieser Abhängigkeit kann dabei ein verschiedenes sein und ist nur im einfachsten Falle das der directen Proportionalität [1].

Ist der Begriff des Reizmomentes eingeführt, so kann man den Begriff des Reizwerthes auch derart einengen, dass man darunter nur denjenigen Reizwerth versteht, welchen das Reizmittel r bei einer ganz bestimmten Erregbarkeit hat, die man $=1$ setzt. Den Reizwerth in diesem engeren Sinne will ich die Valenz des Reizmittels nennen. Die Valenz eines Reizmittels ist hiernach das auf die Erregbarkeit 1 bezogene Reizvermögen des Reizmittels. Auf diese Weise macht man den Reizwerth eines Reizmittels unabhängig von den Erregbarkeitsänderungen und betrachtet ihn als

1) Deshalb darf man nicht sagen, die Erregbarkeit habe sich verdoppelt, wenn genau dasselbe Reizmittel einen doppelt so grossen Reizerfolg hat. Dies wäre nur in dem besonderen Falle zulässig, wo die Grösse des Reizerfolges der Grösse des Reizmittels direct proportional ist. Es ist dies zuweilen übersehen worden.

eine constante Eigenschaft des Reizmittels, welche ihm in Bezug auf eine bestimmte lebendige Substanz zukommt [1]).

Um die Valenz, welche verschiedenen Reizmitteln für dieselbe lebendige Substanz zukommt, auf ein gemeinsames Maass zu bringen, nimmt man eine beliebige Grösse oder Stärke des einen Reizmittels als Einheit und bestimmt diejenige Grösse oder Stärke des zweiten Reizmittels, welche bei gleicher Erregbarkeit denselben Reizerfolg giebt. So erhält man die Einheit für das zweite Reizmittel. Man stellt also eine sogenannte Reizgleichung her. Gleiche Zahl der Einheiten beider Reizmittel giebt also bei gleicher Erregbarkeit gleichen Reizerfolg. Dies Alles gilt selbstverständlich nur unter solchen Reizmitteln, welche trotz ihrer physikalischen oder chemischen Verschiedenheit doch genau dieselbe Art der Veränderung in der lebendigen Substanz anregen.

Denkt man sich den Reizerfolg, welchen z. B. das Licht in der erregbaren Substanz des Sehorganes hat, nicht als einen einfachen, sondern als einen aus einer beliebigen Anzahl von Componenten zusammengesetzten, so kann man sich auch den Reizwerth des Lichtes aus einer entsprechenden Anzahl von Componenten oder Sonder-Reizwerthen zusammengesetzt denken, welche ich als die optischen Urvalenzen des Lichtes bezeichnet habe. Jedem Sonder-Reizwerthe oder jeder Urvalenz entspricht dann eine besondere Componente des Reizerfolges, und die lebendige Substanz hat in Bezug auf jeden Sonder-Reizwerth eine Sonder-Erregbarkeit. Demnach hat man eben so viel Sonder-Erregbarkeiten zu unterscheiden als man Componenten des Reizerfolges annimmt, und eben so viel Sonder-Reizmomente oder Urvalenzmomente.

In den Valenzen zweier physikalisch verschiedener Reizmittel, die sich in Bezug auf eine lebendige Substanz in dieselbe Art und Zahl von Urvalenzen zerlegt denken lassen, z. B. in den Valenzen zweier physikalisch verschiedener Lichter, kann das Werthverhältniss diesser Urvalenzen ein verschiedenes sein, d. h. es können die Valenzen verschiedener Lichter in sehr verschiedenen Verhältnissen aus denselben Urvalenzen zusammengesetzt sein und daher als verschiedene Gemische derselben Urvalenzen betrachtet werden.

---

1) Vergl. § 26 der Abhandl. über Newton's Gesetz der Farbenmisch.

II.

In seiner Schrift: „Die Gesichtsempfindungen und ihre Analyse“[1]) hat v. Kries einen schon früher[2]) von ihm erhobenen Einwand gegen meine Theorie wiederholt, den er S. 111 in folgenden Worten kurz zusammenfasst:

„Das Resultat lässt sich also dahin zusammenfassen, dass die angeführte Thatsache (zwei objectiv verschiedene Lichter, die für das unermüdete Auge gleich sind, sind auch für das irgendwie ermüdete Auge gleich) sich nur dann verstehen lässt, wenn die Ermüdung nicht mehr als drei Componenten betrifft. Bei jeder Annahme von mehr als drei ermüdbaren Componenten muss sich die gegentheilige Folgerung ergeben.“

In meiner Abhandlung über das Newton'sche Gesetz der Farbenmischung habe ich (§ 35, S. 78 des Separat-Abdr.) beiläufig auf die Unrichtigkeit dieses Einwandes hingewiesen, welche sich ganz unmittelbar aus § 28 dieser Abhandlung ergab, in welchem ich die Unabhängigkeit der Farbengleichungen von den Erregbarkeitsänderungen erklärte. Hierauf hat v. Kries in seiner Abhandlung „Zur Theorie der Gesichtsempfindungen“[3]) erwidert.

Da die Art seiner Erwiderung für den Leser keineswegs die Auffassung ausschliesst, als hätte ich seine Behauptung nicht genau wiedergegeben, so führe ich meine damaligen Worte hier an:

„v. Kries behauptet, die Thatsache, dass zwei objectiv verschiedene Lichter, die für das unermüdete Auge gleich sind, dies auch für das irgendwie ermüdete sind, lasse sich nur dann verstehen, wenn die Ermüdung nicht mehr als drei Componenten betreffe.“

Wie man sieht, habe ich den Einwand v. Kries mit seinen eigenen Worten wiedergegeben.

v. Kries bemerkt nun in seiner letzterwähnten Abhandlung (S. 115):

„Ich muss ... dagegen Einspruch erheben, wenn Hering die allgemein formulirte Folgerung, welche ich damals an meine Versuche knüpfte, widerlegt zu haben vorgiebt[4]) und muss dieselbe ganz genau, wie ich sie damals

---

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1882. Supplem.-Bd.

2) ebenda 1878.

3) ebenda 1887.

4) Ich darf die Wahl des Wortes „vorgeben“ wohl ebenfalls auf blosse Unachtsamkeit des Autors zurückführen. Das Wort würde selbst dann unpassend erscheinen, wenn meine Widerlegung eine irrthümliche gewesen wäre; wie vielmehr, wenn man erwägt, dass sie durchaus richtig war.

ausgesprochen, auch jetzt aufrecht erhalten." . . . „Eine Theorie, welche drei Componenten annimmt, ergiebt den in Rede stehenden Satz mit Nothwendigkeit und lässt die betreffende Thatsache völlig verständlich erscheinen. Eine Theorie, welche mehr als drei Componenten annimmt, thut das nicht; sie muss vielmehr . . . durch gewisse ad hoc gemachte und sehr unwahrscheinliche Annahmen ergänzt werden."

Der Einwand v. Kries richtet sich, wie man sieht, keineswegs nur gegen meine Theorie, sondern gegen jede, welche mehr als drei Componenten des Reizwerthes der Lichter annehmen würde, und ich kann daher von meiner Theorie hier ganz absehen und dies umsomehr, als sich dieselbe auch als eine Theorie auffassen lässt, welche nur drei Urvalenzen annimmt (s. u.).

Wer sich mit dem Newton'schen Mischungsgesetze, welches v. Kries ebenfalls gelten lässt, aus einem allgemeineren Gesichtspunkte als dem der Young'schen Theorie vertraut gemacht hat, weiss nicht nur, dass dasselbe an sich in keiner Weise dazu zwingt, nur drei Componenten der vom Lichte im Sehorgane gesetzten Reizerfolge anzunehmen, vielmehr die Zahl solcher Componenten ganz unbestimmt lässt, sondern er weiss auch, dass dieses Gesetz, gleichgültig wie viel Componenten man annimmt, bei jeder beliebigen Art der Erregbarkeitsänderung des Sehorgans gültig bleiben muss, sofern nur, was v. Kries ja auch annimmt, jede Sonder-Erregbarkeit sich allen Lichtern gegenüber in demselben Maasse ändert.

Wenn uns nämlich zwei physikalisch verschiedene Lichter mittels zweier Theile des Sehorganes von gleicher Erregbarkeit dieselbe Empfindung erzeugen, so müssen wir annehmen, dass die beiden Lichter in diesen beiden Theilen dieselbe Art und Stärke der Erregung bewirken. Sind die beiden Erregungen völlig gleich, so werden es auch die Empfindungen sein müssen. Es seien nun A, B, C, D, E ..... die angenommenen Componenten der Erregung, oder die Sondererregungen, welche ein beliebiges Licht L bewirkt, und a, b, c, d, e .... die entsprechenden Sondererregbarkeiten. Ferner seien $\mathfrak{A}$, $\mathfrak{B}$, $\mathfrak{C}$, $\mathfrak{D}$, $\mathfrak{E}$ die Sonderreizwerthe, welche das beliebige Licht L in Bezug auf die Erregungscomponenten A, B, C, D, E ..... hat. Entsprechend seien $\mathfrak{A}'$, $\mathfrak{B}'$, $\mathfrak{C}'$, $\mathfrak{D}'$, $\mathfrak{E}'$ ...., die Sonderreizwerthe eines zweiten Lichtes L'. Da nun diese Sonderreizwerthe abhängig sind von den entsprechenden Sondererregbarkeiten, so können wir sie mit

$a\mathfrak{A}$, $b\mathfrak{B}$, $c\mathfrak{C}$, $d\mathfrak{D}$, $c\mathfrak{E}$...., bzw. mit $a\mathfrak{A}'$, $b\mathfrak{B}'$, $c\mathfrak{C}'$, $d\mathfrak{D}'$, $c\mathfrak{E}'$.... bezeichnen. Das sind also nach meiner Terminologie die Sonderreiz- oder Urvalenz-Momente.

Wenn also zwei objektiv verschiedene Lichter L und L' als Reizmittel für das Sehorgan gleichwerthig sind, so muss sein:

$$\begin{aligned} a\mathfrak{A} &= a\mathfrak{A}' \\ b\mathfrak{B} &= b\mathfrak{B}' \\ c\mathfrak{C} &= c\mathfrak{C}' \\ d\mathfrak{D} &= d\mathfrak{D}' \\ &\vdots \end{aligned}$$

Hierbei ist es ganz gleichgültig, ob die Sondererregung A dem Sonderreizmomente $a\mathfrak{A}$ und $a\mathfrak{A}'$ direct proportional (wie dies v. Kries annimmt) oder eine beliebige andere Function desselben ist, und ebenso gleichgültig ist es, nach welcher Function B von $b\mathfrak{B}$ und $b\mathfrak{B}'$, $\mathfrak{C}$ von $c\mathfrak{C}$ und $c\mathfrak{C}'$ u. s. f. abhängt.

Nun zeigt sich, um mich der Ausdrucksweise von Kries zu bedienen (s. u.), ohne Weiteres, dass, gleichviel wie gross die Zahl der angenommenen Componenten ist, aus obigen Gleichungen sich ergiebt: $\mathfrak{A} = \mathfrak{A}'$, $\mathfrak{B} = \mathfrak{B}'$, $\mathfrak{C} = \mathfrak{C}'$, $\mathfrak{D} = \mathfrak{D}'$, $\mathfrak{E} = \mathfrak{E}'$....., und dass dieselben Gleichungen auch bestehen bleiben bei beliebigen Aenderungen der Werthe a, b, c, d.... In Worten: Gleichgültig wieviel „Componenten des nervösen Vorganges" wir annehmen, immer „folgt aus der Empfindungsgleichheit zweier objectiv verschiedener Lichter, dass für jede jener Componenten der Reiz im einen Lichte so gross ist, wie im anderen. Wie sich also auch die Erregbarkeiten" (a, b, c, d, e....) „ändern, die beiden Lichter werden stets einander gleich erscheinen".

Dies Alles ist sehr einfach und von vornherein einleuchtend, und nur ungern habe ich es hier nochmals auseinandergesetzt, nachdem ich es in meiner Abhandlung über das Mischungsgesetz (§ 28) bereits genügend erörtert habe.

Es bleibt mir noch übrig, zu zeigen, in welcher Weise sich v. Kries den soeben dargelegten einfachen Sachverhalt derart selbst verdunkelt hat, dass er seinen irrigen Einwand erheben konnte. Zu diesem Zwecke muss ich den wesentlichsten Theil seiner Erörterung [1]) hier wiedergeben.

1) Die Gesichtsempfindungen S. 110.

„Es seien *A B C D E F* . . . die elementaren Processe der Sehsubstanz, *a b c d e f* . . . ihre Erregbarkeiten; ihre Zahl sei zunächst unbestimmt. Ferner sei in einem gegebenen Lichte 𝔄 der gesammte Reiz, welchen es für den Process *A* darstellt; es hängt also 𝔄 ab von den Intensitäten, in welchen das Licht verschiedener Wellenlängen vorhanden ist, und von den besonderen Beziehungen, vermöge welcher diese in verschiedenem Maasse auf *A* wirken. Es wird dann *A* erregt mit der Intensität *a* 𝔄. Wenn nun 𝔅, ℭ, 𝔇, 𝔈, 𝔉 die analogen Bedeutungen haben, so haben wir im gegebenen Augenblick

A in der Intensität *a* 𝔄

B in der Intensität *b* 𝔅 etc.[1]).

Wenn nun zwei objectiv verschiedene Lichter für die Empfindung gleich sind, so heisst dies, da die Empfindung immer nur abhängig gedacht werden kann von drei Funktionen jener Componenten, dass

$$\varphi\ (a\mathfrak{A},\ b\mathfrak{B},\ c\mathfrak{C}\ldots) = \varphi\ (a\mathfrak{A}',\ b\mathfrak{B}',\ c\mathfrak{C}'\ldots)$$
$$\chi\ (a\mathfrak{A},\ b\mathfrak{B},\ c\mathfrak{C}\ldots) = \chi\ (a\mathfrak{A}',\ b\mathfrak{B}',\ c\mathfrak{C}'\ldots) \quad \text{(I.)}$$
$$\psi\ (a\mathfrak{A},\ b\mathfrak{B},\ c\mathfrak{C}\ldots) = \psi\ (a\mathfrak{A}',\ b\mathfrak{B}',\ c\mathfrak{C}'\ldots)$$

wo $\varphi\,\chi\,\psi$ drei Funktionen irgend welcher Art, 𝔄 und 𝔄′, 𝔅 und 𝔅′ etc. die für die beiden Lichter geltenden Werthe sind. Nun zeigt sich ohne Weiteres, dass, wenn die Zahl der Componenten nur drei ist, aus diesen Gleichungen sich ergiebt $\mathfrak{A} = \mathfrak{A}'$, $\mathfrak{B} = \mathfrak{B}'$, $\mathfrak{C} = \mathfrak{C}'$, und hieraus folgt, dass dieselben Gleichungen (I.) auch bestehen bleiben für beliebige Aenderungen der Werthe *a b c* . . . In Worten: Wenn wir nur drei Componenten des nervösen Vorganges annehmen (Helmholtz'sche Theorie), so folgt aus der Empfindungsgleichheit zweier objectiv verschiedener Lichter, dass für jede jener Componenten der Reiz in einem Lichte so gross ist wie im anderen. Wie sich also auch die Erregbarkeiten ändern, die beiden Lichter werden stets einander gleich erscheinen.

Ist dagegen die Zahl jener Componenten grösser, so folgt die Gleichheit der Werthe 𝔄 und 𝔄′, 𝔅 und 𝔅′, ℭ und ℭ′ etc. nicht aus jenen drei Gleichungen I. Es erscheint also möglich, dass durch Aenderungen der Werthe *a b c* . . . die Gleichungen ungültig werden. In Worten: Wenn es mehr als drei Componenten des nervösen Vorganges giebt, so folgt aus der Empfindungsgleichheit zweier objectiver verschiedener Lichter noch nicht, dass das Reizmoment für jede Componente im einen so stark als im anderen ist. Im Allgemeinen ist es also möglich, dass zwei anfangs gleich erscheinende Lichter durch Aenderungen der Erregbarkeiten ungleich werden.“ . . .

---

1) Kries identificirt also hier die Grösse eines „elementaren Processes“ d. h. einer Sondererregung mit dem, was ich als das Sonderreizmoment bezeichnet habe; anders gesagt, er setzt die Erregungsgrösse gleich dem Producte (in mathematischem Sinne dieses Wortes) aus Reizwerth und Erregbarkeit. Für die hier erörterte Streitfrage ist dies gleichgültig.

Ich habe den Satz, welcher v. Kries an der Erkenntniss des Sachverhaltes verhindert hat, gesperrt drucken lassen. v. Kries stellt es in demselben als so zu sagen selbstverständlich hin, dass die Gesichtsempfindung immer nur abhängig gedacht werden könne von drei Functionen der Erregungscomponenten A, B, C, D. .. Offenbar dachte er dabei an die drei bekannten sogenannten Variablen der Gesichtsempfindung: „1. Farbe, 2. Sättigungsgrad, 3. Stärke"[1]). Da nun jede dieser angeblichen Variablen der Empfindung nach der Theorie von Helmholtz von allen Componenten der Erregung zugleich abhängt, so bildete v. Kries obige drei Bedingungsgleichungen. (I.)

Ich will nicht von den Unklarheiten sprechen, auf welchen, wie ich in meiner Abhandlung über das Mischungsgesetz gezeigt habe, die Annahme dieser drei Variablen beruht. Es genügt hier, darauf hinzuweisen, dass diese ganze Annahme von drei Variablen der Empfindung und die drei von Kries aufgestellten Gleichungen (I.) mit der vorliegenden Frage gar nichts zu thun haben. Bei derselben handelt es sich lediglich um die Bedingungen, unter denen die Empfindungen, welche von zwei objectiv verschiedenen Lichtern erzeugt werden, gleich sind, ganz unabhängig davon, welcher Art diese Empfindungen sonst noch sind, welche Variablen man an ihnen unterscheiden will, nach welchen Functionen dieselben von den angenommenen Componenten der Erregung abhängen etc. Die beiden Empfindungen werden gleich sein, wenn die Erregungen gleich sind, welche von den beiden Lichtern erzeugt werden. Wir haben also nur die Bedingungen zu erwägen, unter denen diese Erregungen gleich sind, wie wir dies oben gethan haben.

III.

Ich komme zur Widerlegung eines Einwandes, welcher mit dem soeben besprochenen in einem gewissen Zusammenhange steht. In seiner jüngsten Entgegnung[2]) sagt v. Kries:

„Nach der Hering'schen Theorie müssen zwei Lichter (dem neutralgestimmten Auge) gleich erscheinen, wenn sie übereinstimmen hinsichtlich der Weissvalenz, hinsichtlich der Differenz zwischen Roth- und Grün-

1) v. Kries, die Gesichtsempfindungen S. 5.

2) Dieses Arch. Bd. XLI.

valenz sowie der Differenz zwischen Gelb- und Blauvalenz. Weshalb nun dabei stets auch eine Uebereinstimmung bezüglich des Werthes jeder einzelnen der 4 farbigen Valenzen stattfindet, ist durchaus unerfindlich. Nur durch die Annahme, dass dem Lichte nur 3 verschiedene Reizwerthe zukommen und dass die Ermüdung auf der Variirung von 3 Erregbarkeiten beruht, wird diese Schwierigkeit fortfallen. Gegen die Triftigkeit dieser Argumentation ist bis jetzt von Hering Nichts vorgebracht worden [1]). Und es wird dies auch schwerlich geschehen können; denn sie beruht ja im Grunde nur auf dem einfachen Satze, dass 3 Gleichungen nicht mehr als 3 Unbekannte bestimmen."

Dieser Einwand ist, ganz abgesehen von der Schlussbemerkung [2]), auch deshalb bezeichnend, weil er in noch deutlicherer Weise als der vorhin besprochene Einwand zeigt, dass v. Kries das Mischungsgesetz noch gar nicht aus einem allgemeineren Gesichtspunkte als dem der Young'-Helmholtz'schen Theorie erwogen hat.

Lässt man, wie dies auch v. Kries thut, das erwähnte Mischungsgesetz als einen zusammenfassenden Ausdruck des Thatsächlichen gelten, denkt sich alle möglichen Lichter mittels der Schwerpunkt-Construction auf einer Ebene (Mischebene) geordnet und nimmt nun fünf Urvalenzen oder Componenten des Reizwerthes der Lichter an, welche 𝔚, 𝔊, 𝔅, ℜ, 𝔅 heissen mögen, so ist das fünfgliedrige Verhältniss

$$\mathfrak{W} : \mathfrak{G} : \mathfrak{B} : \mathfrak{R} : \mathfrak{B}$$

für jeden Punkt der Mischebene („Farbentafel") ein anderes, aber die Gesammtheit aller dieser auf der Mischebene vertretenen fünfgliedrigen Verhältnisse bildet nur einen unendlich kleinen Theil der vierdimensionalen Mannichfaltigkeit aller denkbaren Verhältnisse zwischen jenen fünf Variablen. Alle auf der Mischebene vertretenen Verhältnisse verknüpft ein inneres Gesetz, vermöge dessen es eben möglich ist, alle diese Verhältnisse in Gemässheit der Schwerpunktconstruction auf einer Ebene anzuordnen, und es

1) Sie wurde von mir bereits im XLI. Bande S. 35 dieses Archivs widerlegt.

2) Es wäre nämlich zu bedenken gewesen, dass der elementare Satz, nach welchem drei Gleichungen im Allgemeinen nicht mehr als drei Unbekannte bestimmen, als auch mir bekannt vorausgesetzt werden durfte. Dies hätte dazu auffordern können, darüber nachzudenken, worin der vermeintliche Widerspruch zwischen meinen Angaben und diesem Satz begründet ist.

gilt von diesen Verhältnissen manches, was von einer entsprechenden Anzahl beliebig aus jener vierdimensionalen Mannichfaltigkeit herausgegriffener und daher nicht auf einer und derselben Mischebene unterzubringender Verhältnisse allerdings nicht gelten würde.

Wenn nun zweimal zwei von den angenommenen Urvalenzen, nämlich $\mathfrak{G}$ und $\mathfrak{B}$ einerseits, $\mathfrak{R}$ und $\mathfrak{V}$ andererseits, sich zu einander verhalten wie positive und negative Grössen (oder antagonistische Kräfte) und sich daher algebraisch summiren lassen, so ist das dreigliedrige Verhältniss

$$\mathfrak{G}-\mathfrak{B} : \mathfrak{R}-\mathfrak{V} : \mathfrak{W}$$ [1])

für jeden Punkt der Mischebene ein anderes, also nur in solchen Lichtern dasselbe, welche einem und demselben Punkte der Mischebene zugehören und in denen daher auch die fünf Urvalenzen selbst in demselben (fünfgliedrigen) Verhältnisse zu einander stehen.

Wenn daher für zwei Lichter L und L' die Gleichung

$$\mathfrak{G}-\mathfrak{B} : \mathfrak{R}-\mathfrak{V} : \mathfrak{W} = \mathfrak{G}'-\mathfrak{B}' : \mathfrak{R}'-\mathfrak{V}' : \mathfrak{W}'$$

gilt, so gilt für diese Lichter nothwendig auch die Gleichung

$$\mathfrak{G} : \mathfrak{B} : \mathfrak{R} : \mathfrak{V} : \mathfrak{W} = \mathfrak{G}' : \mathfrak{B}' : \mathfrak{R}' : \mathfrak{V}' : \mathfrak{W}'.$$

Nur aus zwei Lichtern, für welche diese Gleichungen gelten, lässt sich eine Farbengleichung bilden, wenn man sie mit passenden Intensitäten, d. h. mit gleichviel Maasseinheiten nebeneinander stellt.

Wenn also für die Maasseinheiten zweier Lichter oder gleiche Multipla dieser Maasseinheiten die Gleichungen:

$$\begin{aligned} \mathfrak{G}-\mathfrak{B} &= \mathfrak{G}'-\mathfrak{B}' \\ \mathfrak{R}-\mathfrak{V} &= \mathfrak{R}'-\mathfrak{V}' \qquad (1) \\ \mathfrak{W} &= \mathfrak{W}' \end{aligned}$$

gültig sind, so sind dies nothwendig auch die Gleichungen:

$$\begin{aligned} \mathfrak{G} &= \mathfrak{G}' \\ \mathfrak{B} &= \mathfrak{B}' \\ \mathfrak{R} &= \mathfrak{R}' \qquad (2) \\ \mathfrak{V} &= \mathfrak{V}' \\ \mathfrak{W} &= \mathfrak{W}'. \end{aligned}$$

An diesem Satze wird, wie aus dem im II. Abschnitte Gesagten hervorgeht und übrigens selbstverständlich ist, nichts geändert, wenn man die jeweiligen Sonder-Erregbarkeiten g, b, r, v, w mit berücksichtigt und statt der blossen (auf die Sondererregbar-

1) Es ist ganz gleichgültig, welche von den beiden Urvalenzen eines Paares man als die negative nimmt.

keit = 1 bezogenen) Urvalenzen die Urvalenzmomente einführt. Denn man erhält dann auf Grund der obigen Gleichungen (1) und (2):

$$g\mathfrak{G} - b\mathfrak{B} = g\mathfrak{G}' - b\mathfrak{B}'$$
$$r\mathfrak{R} - v\mathfrak{V} = r\mathfrak{R}' - v\mathfrak{V}'$$
$$w\mathfrak{W} = w\mathfrak{W}'$$

und zugleich auch:

$$g\mathfrak{G} = g\mathfrak{G}'$$
$$b\mathfrak{B} = b\mathfrak{B}'$$
$$r\mathfrak{R} = r\mathfrak{R}'$$
$$v\mathfrak{V} = v\mathfrak{V}'$$
$$w\mathfrak{W} = w\mathfrak{W}'.$$

Der Fehler liegt also bei v. Kries darin, dass er sich die drei Gleichungen (1) als solche denkt, welche ganz unabhängig von jeder weiteren Bestimmung erfüllt sein können, welchenfalls allerdings nicht nothwendig wäre, dass, wenn sie in Bezug auf zwei wirkliche Lichter erfüllt sind, auch jedesmal $\mathfrak{G} = \mathfrak{G}'$, $\mathfrak{B} = \mathfrak{B}''$ $\mathfrak{R} = \mathfrak{R}'$ und $\mathfrak{V} = \mathfrak{V}'$ sein müsste. Da aber die in den wirklichen Lichtern möglichen fünfgliedrigen Verhältnisse zwischen den fünf Variablen eine beschränkende Bestimmung dadurch finden, dass sich alle diese Verhältnisse in einer Mischebene unterbringen lassen, auf welcher sie eine (wenn auch nicht vollständige) nur zweidimensionale Mannichfaltigkeit darstellen, so können die Gleichungen (1) nur erfüllt sein, wenn zugleich auch die Gleichungen (2) erfüllt sind.

Wer das Mischungsgesetz einmal aus einem allgemeineren Gesichtspunkte als dem der Young'schen Theorie durchdacht hat, übersieht dies Alles mit einem Blicke, es ist für ihn unmittelbar verständlich. Diejenigen, welche sich mit dem Mischungsgesetze in dieser Weise noch nicht befasst haben, kann ich nur auf die ganz elementare Darstellung verweisen, welche ich in meiner Abhandlung über dieses Gesetz gegeben habe. Es mag allerdings langweilig sein, dieselbe zu lesen, wer aber nicht in der Lage ist, sich das im Grunde einfache Problem selbst zurechtzulegen, wird sich an diese Darstellung halten müssen, so lange eine ihm zusagendere nicht vorliegt.

IV.

Für diejenigen, denen es Schwierigkeiten machen sollte, die Vorstellung von fünf sich durchkreuzenden Ebenen und ihren räum-

lichen Beziehungen zu einander festzuhalten, will ich den von Kries erhobenen Einwand noch für den einfacheren Fall der Rothgrünblindheit erläutern. Hier lassen sich alle Lichter mittels der Schwerpunktconstruction auf einer Geraden anordnen, und es handelt sich ganz allgemein, statt um Ebenen, nur um gerade Linien, deren räumliche Beziehungen zu einander sich in einer Ebene anschaulich darstellen lassen.

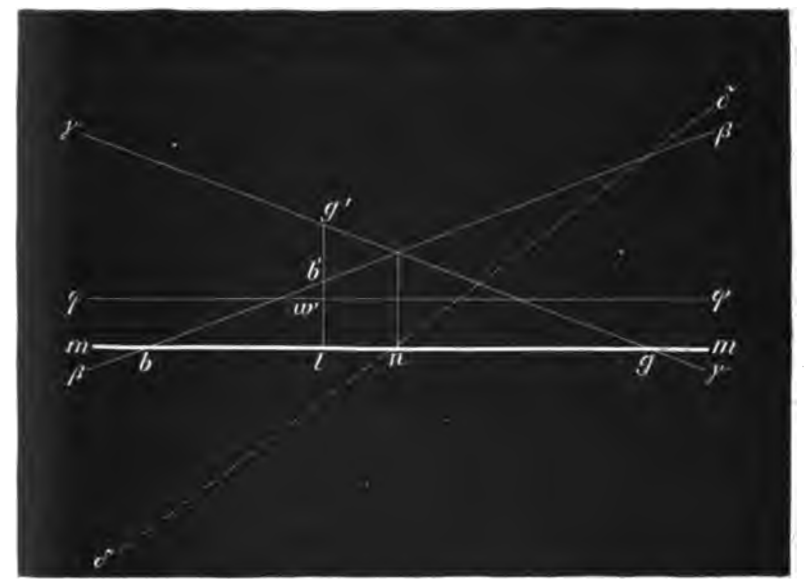
Für den Rothgrünblinden kann man sich den optischen Reizwerth der verschiedenen Lichter in drei Componenten oder Urvalenzen zerlegt denken, nämlich eine weisswirkende 𝔚, eine gelbwirkende 𝔊 und eine blauwirkende 𝔅. Die beiden letzteren verhalten sich antagonistisch wie positive und negative Grössen. In Bezug auf den Rothgrünblinden würde nun der Einwand v. Kries folgendermaassen lauten:

Nach der Hering'schen Theorie müssen zwei Lichter (dem neutralgestimmten partiell farbenblinden Auge) gleich erscheinen, wenn sie übereinstimmen hinsichtlich der Weissvalenz, sowie hinsichtlich der Differenz zwischen Gelb- und Blauvalenz. Weshalb nun dabei stets auch eine Uebereinstimmung bezüglich des Werthes jeder einzelnen von den zwei farbigen Valenzen stattfindet, ist unerfindlich. — Nur durch die Annahme, dass dem Lichte (für das farbenblinde Auge) nur zwei verschiedene Reizwerthe zukommen und dass die Ermüdung auf der Variirung von zwei Erregbarkeiten beruht, wird diese Schwierigkeit fortfallen.

Wir denken uns alle möglichen Lichter nach der Qualität der optischen Valenzen, welche sie für das Auge des Farbenblinden haben, gemäss der Schwerpunktconstruction auf einer Gerade *mm* (Fig. 1) angeordnet, wie dies thatsächlich möglich ist. Die Valenzen der verschiedenen Lichter seien in je drei Componenten oder Urvalenzen 𝔚, 𝔊 und 𝔅 zerlegt zu denken, und die Geraden $\varphi\varphi$, $\gamma\gamma$ und $\beta\beta$ seien die Werthlinien der drei Urvalenzen in dem Sinne, dass z. B. für die Maasseinheit der, dem beliebigen Punkte *l* der Mischlinie entsprechenden Lichter die Ordinaten *lw'*, *lg'* und *lb'* die Werthe der drei Urvalenzen ausdrücken, aus welchen sich die Gesammtvalenz der Maasseinheit eines zu diesem Punkt gehörigen Lichtes zusammensetzt [1]).

1) Die Lage der drei Werthlinien zur Mischlinie ist zunächst willkürlich, nur müssen die Werthe der Urvalenz 𝔊 in entgegengesetzter Richtung wachsen, wie die Werthe der Urvalenz 𝔅, und darf die Werthlinie der Urvalenz 𝔚 die Mischlinie nicht auf der Strecke durchschneiden, welche zwi-

Nehmen wir ferner an, die Urvalenzen 𝔊 und 𝔅 wirkten auf das Sehorgan wie zwei antagonistische Kräfte und verhielten sich



Figur 1.

also zu einander wie positive und negative Grössen, so würden sie sich betreffs ihrer Wirkung auf das Sehorgan aufheben, wenn sie, wie in den, dem Punkte *n* (dem „neutralen" Punkt) entsprechenden Lichtern, gleichen Werth haben; in allen übrigen Lichtern aber würde nur ihre algebraische Summe (die „Differenz") zur Wirkung kommen können. Wir würden also statt dieser beiden Urvalenzen auch eine einzige 𝔇 einführen können, deren Grösse für jeden Punkt der Mischlinie denjenigen Werth hat, welcher zuvor als die algebraische Summe der Werthe jener beiden Urvalenzen erschien. Diese Urvalenz 𝔇 würde auf der linken Seite von *n* negative Werthe haben, wenn wir ihre Werthe auf der rechten Seite als positive nehmen, weil die beiden anfänglich angenommenen Urvalenzen 𝔊 und 𝔅 sich wie entgegengesetzt gerichtete Kräfte ver-

schen den Schnittpunkten *b* und *g* der anderen Werthlinien mit der Mischlinie liegt. Der Einfachheit wegen habe ich die symmetrische Anordnung der Urvalenzgemische auf der Mischlinie angenommen. Die wirklichen Lichter haben ihren Ort innerhalb der Strecke *b g*, können aber nicht diese ganze Strecke füllen, sondern gruppiren sich nach rechts und links vom Punkte *n*. (Vergl. hierüber meine Abhandl. über Newton's Gesetz der Farbenmischung.)

halten und die Differenz beider auf der einen Seite dem Ueberschusse der mit +, auf der anderen dem Ueberschusse der mit — bezeichneten Urvalenz entspricht. Die Gerade $\delta\delta$ wäre nun die Werthlinie der an Stelle der beiden antagonistischen Urvalenzen 𝔊 und 𝔅 angenommenen Urvalenz 𝔇, welche wir im Gegensatz zu der weisswirkenden Urvalenz 𝔚 als die farbigwirkende Urvalenz bezeichnen können. Insoweit diese Urvalenz in den verschiedenen Lichtern einen positiven Werth hat, ist sie z. B. blauwirkend, dagegen gelbwirkend, insoweit sie einen negativen Werth hat. Statt mit drei haben wir es also nur noch mit zwei Urvalenzen zu thun, denen die beiden Werthlinien $\varphi\varphi$ und $\delta\delta$ entsprechen. Jedem Punkte der Mischlinie entspricht nun wieder ein ganz bestimmtes Verhältniss der Werthe dieser zwei Urvalenzen 𝔚 und 𝔇, wie zuvor ein ganz bestimmtes Verhältniss der drei Urvalenzen 𝔚, 𝔊 und 𝔅.

In dieser Weise können wir uns, sofern überhaupt mehr als zwei Urvalenzen angenommen sind, jede zwei Urvalenzen, welche in Bezug auf das Sehorgan antagonistische sind, durch eine einzige ersetzt denken, deren Werth immer gleich der algebraischen Summe der beiden ersten ist. Umgekehrt können wir eine einzelne Urvalenz, welche betreffs ihrer Wirkung auf das Sehorgan entgegengesetzte (+ und —) Werthe annehmen kann, ersetzt denken durch zwei im angegebenen Sinne antagonistische, deren algebraische Summe für jeden Punkt der Mischlinie (also für die Maasseinheit der diesem Punkt entsprechenden Lichter) gleich ist dem Werthe der ursprünglichen einfachen Urvalenz, wie ich dies v. Kries gegenüber bereits einmal betont habe[1]).

Die Möglichkeit, an die Stelle zweier Werthe die algebraische Summe beider treten zu lassen, beruht hier, wie man sieht, darauf, dass der Werth jener algebraischen Summe in der Maasseinheit unabänderlich geknüpft ist an ein ganz bestimmtes und für jeden dieser Werthe anderes Verhältniss der beiden Werthe von 𝔊 und 𝔅. Die Figur 1 bringt das unmittelbar zur Anschauung und ich hielt es deshalb für zweckmässig, die Sache geometrisch zu erläutern.

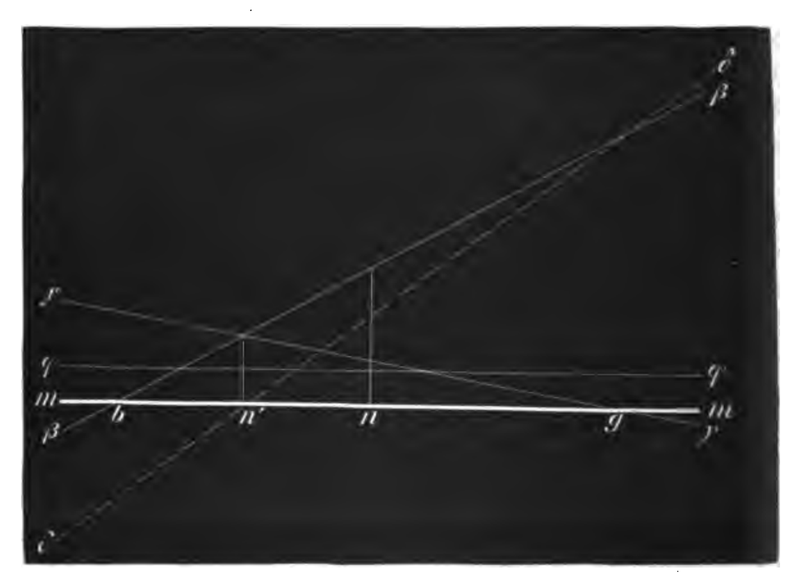
Jedem Punkte der Mischlinie entspricht, wie man sieht, einerseits ein bestimmtes und für jeden Punkt anderes (dreigliedriges) Verhältniss zwischen den Werthen der drei Urvalenzen, anderer-

1) Dieses Arch. XLI. Bd. S. 35.

seits aber auch ein ganz bestimmtes und für jeden Punkt anderes (zweigliedriges) Verhältniss zwischen der algebraischen Summe (der „Differenz“) der beiden Urvalenzen 𝔊 und 𝔅 und dem Werthe der Urvalenz 𝔚, und zwar ebensowohl für die Maasseinheit des entsprechenden Lichtes als für jeden beliebigen Bruchtheil oder jedes beliebige Vielfache dieser Maasseinheit. Wenn also in zwei physikalisch verschiedenen Lichtern das letztere (zweigliedrige) Verhältniss (𝔊 — 𝔅 : 𝔚 oder 𝔇 : 𝔚) dasselbe ist, so ist nothwendig auch das dreigliedrige Verhältniss (𝔅 : 𝔊 : 𝔚) zwischen den Werthen der drei Urvalenzen dasselbe, und es gehören daher die beiden Lichter demselben Punkte der Mischlinie zu und gestatten die Herstellung einer Farbengleichung. In zwei Lichtern dagegen, welche nicht demselben Punkte der Mischlinie entsprechen, kann zwar, wenn beide nicht gleichviele Maasseinheiten enthalten, die algebraische Summe („Differenz“) der Urvalenzen 𝔊 und 𝔅 gleich sein, unmöglich aber können dann zugleich auch der Werth der Urvalenz 𝔚 und das Verhältniss 𝔊 : 𝔅 : 𝔚 in beiden Lichtern dieselben sein, und unmöglich kann zwischen beiden Lichtern eine Gleichung hergestellt werden.

Berücksichtigen wir nun noch die Erregbarkeitsänderungen des Sehorganes. In Fig. 1 haben wir für die Urvalenzen in den Maasseinheiten der verschiedenen Lichter jene (übrigens willkürlich gewählten) Werthe vorausgesetzt, welche ihnen zukommen, wenn sämmtliche Sonder-Erregbarkeiten (g, b und w) = 1 sind (oder das Sehorgan in jeder Beziehung neutral gestimmt ist). Nehmen wir nun an, die Sonder-Erregbarkeit w habe im Verhältniss von 1 : 0,75, die Sonder-Erregbarkeit g im Verhältniss von 1 : 0,5 abgenommen, die Sonder-Erregbarkeit b aber sei im Verhältniss von 1 : 1,5 gesteigert, wobei also g um ebensoviel abgenommen hätte, als b zugenommen hat. Dies bedeutet nun ganz dasselbe, als ob die Werthlinien $\gamma\gamma$, $\beta\beta$ und $\varphi\varphi$, statt der in Fig. 1 dargestellten, die in Fig. 2 dargestellte Lage hätten. Wie man sieht, ist jetzt in den zum Punkte n gehörigen Lichtern die algebraische Summe („Differenz“) der beiden Urvalenzen 𝔊 und 𝔅 nicht mehr gleich Null, wie im ersten Falle, sondern dies ist jetzt in den dem Punkte n' zugehörigen Lichtern der Fall. Ebenso entsprechen allen anderen Punkten der Mischlinie jetzt andere Werthe der algebraischen Summe der Urvalenzen 𝔊 und 𝔅 und es hat die Mischlinie $\delta\delta$ dieser Summen jetzt eine andere Lage. Zugleich ist der Werth der Ur-

valenz 𝔚 für die Maasseinheit jedes Lichtes jetzt ein anderer als zuvor. Aber es ist umittelbar ersichtlich, dass alle Lichter, welche



Figur 2.

zuvor einem und demselben Punkte der Mischlinie zugehörten, demselben auch jetzt noch zugehören und also nach wie vor Farbengleichungen unter sich zulassen, wenn sie auch jetzt wegen der Veränderung ihrer Reizmomente sämmtlich anders aussehen müssen als zuvor. Wie sie jetzt aussehen, ist hier gleichgültig, jedenfalls aber müssen sie bei gleicher Zahl ihrer Maasseinheiten wieder unter sich ganz gleich erscheinen.

Ich habe hier die Annahme gemacht, dass die Sondererregbarkeit *b* für die Urvalenz 𝔅 um eben so viel gewachsen sei, wie die Sondererregbarkeit *g* für die Urvalenz 𝔊 abgenommen hat. Aber ich bemerke ausdrücklich, dass diese Annahme für die hier besprochene Streitfrage ganz gleichgültig ist, und dass wir ebenso gut ganz beliebige andere Veränderungen der Sondererregbarkeiten *g* und *b* hätten annehmen können. Immer würden wir ganz wie in Figur 2 die Werthlinie der algebraischen Summen der Urvalenzen *G* und 𝔅 für die Maasseinheiten konstruiren können, und immer würden Lichter, welche zuvor einem bestimmten Punkte der Mischlinie angehörten und daher eine Gleichuug zuliessen, dies auch jetzt wieder zu thun. Die Werthlinie $\delta\,\delta$ der algebraischen Summen („Differenzen") der Urvalenzen 𝔊 und 𝔅, d. i. also die Werthlinie der dafür eingesetzten einfachen Urvalenz 𝔇 würde aber, wenn sich die Sondererregbarkeiten *g* und *b* nicht um denselben Werth

im entgegengesetzten Sinne geändert hätten, nicht mehr denselben Winkel mit der Mischlinie einschliessen wie in Figur 1, also nicht bloss parallel zu sich selbst verschoben, sondern auch in ihrer Neigung zur Mischlinie verändert erscheinen.

Ganz das Analoge von dem, was ich hier für den Fall der Rothgrünblindheit erörtert habe, in welchem dem Lichte ausser einer weisswirkenden Urvalenz 𝔚 eine farbigwirkende 𝔇 zuzuschreiben ist, welche positive und negative Werthe haben kann, und für welche man daher zwei antagonistische Urvalenzen 𝔊 und 𝔅 einführen darf, gilt nun auch für den Fall des normalen Auges. Für dieses hat das Licht ausser der weisswirkenden Urvalenz zwei farbig wirkende Urvalenzen, deren jede positive und negative Werthe haben und deshalb ebenfalls in je zwei antagonistische Urvalenzen, 𝔊 und 𝔅 einerseits und ℜ und 𝔅 andererseits, zerlegt gedacht werden kann, womit wir also fünf Urvalenzen erhalten. An die Stelle der Misch**linie** tritt hier die Misch**ebene**, an die Stelle der Werthlinien treten die Werth**ebenen**, an Stelle des neutralen **Punktes** der Mischlinie treten zwei neutrale **Gerade** in der Mischebene (die Null-Linien) u. s. f.

Wie man sieht, kann man sich nach meiner Theorie ebenso wie nach der **Young**'schen den Reizwerth eines beliebigen Lichtes auch in nur **drei** Componenten zerlegt denken; denn auch wenn man sich die gelb-blau und die roth-grün wirkende Urvalenz noch weiter in je zwei antagonistische Urvalenzen zerlegt denkt und also fünf Urvalenzen annimmt, kommt doch von jedem solchen antagonistischen Urvalenzpaare nur je die Resultirende (algebraische Summe) zur Wirkung, so dass es sich im Wesentlichen immer nur um drei Componenten des Reizwerthes handelt. Der Umstand, dass jede der beiden farbig wirkenden Urvalenzen, welche meine Theorie neben einer dritten, weisswirkenden Urvalenz annimmt, sowohl positive als negative Werthe haben kann, und dass dementsprechend die Erregbarkeitsänderungen des Sehorganes sich durchaus nicht in so einfacher Weise auffassen lassen, wie man früher gewöhnt war; ferner der Umstand, dass den entgegengesetzten (+ und —) Werthen einer farbig wirkenden Urvalenz verschiedene Urqualitäten der Empfindung (einerseits Blau und Gelb, andererseits Grün und Roth) entsprechen: dies Alles empfiehlt die Zerlegung jeder der beiden farbig wirkenden Urvalenzen in je zwei antagonistische Urvalenzen. In einer weiteren Abhandlung wird dies ausführlicher

erörtert werden. Da aber, wie man sieht, gar nichts hindert, nur drei Urvalenzen einzuführen, wenn man auf den Vortheil grösserer Anschaulichkeit verzichten will, so sind überhaupt alle Einwände gegen meine Theorie, welche sich gegen die Annahme von fünf Urvalenzen richten, von vornherein gegenstandslos. Hierdurch werden also nicht blos die in dieser Abhandlung erörterten, sondern auch noch andere, später kurz zu erwähnende Einwendungen gegen meine Theorie hinfällig.

(Aus dem physikalischen Institute zu Rostock.)

Ueber die Thomas'schen Bipolarcurven auf angeschliffenen Krystalllinsen.

Von

Prof. Dr. **Ludwig Matthiessen.**

Die überaus regelmässigen bipolaren und concentrischen Kreissysteme auf ebenen Schliffen gehärteter Krystalllinsen, welche Thomas[1]) zuerst beobachtet und beschrieben, später Czermak[2]) synthetisch erklärt hat, sind bisher, so viel mir bekannt, analytisch aus dem histologischen Bau der Krystalllinsen noch nicht deducirt worden. Ich werde im Folgenden zu zeigen versuchen, wie man unter gewissen einfachen oder auch allgemeineren Voraussetzungen über die Form der Querschnitte der Linsenfasern zu sehr einfachen und messbaren Beziehungen zwischen den Abplattungsverhältnissen der Fasern und den Distanzen der beiden Pole sowie den Gestaltungen der concentrischen Curven gelangen kann. Vielleicht tragen die gewonnenen Resultate dazu bei, jene Verhältnisse der Faserung, namentlich in der Umgebung des Kernes viel genauer zu erforschen, als es bisher möglich gewesen ist.

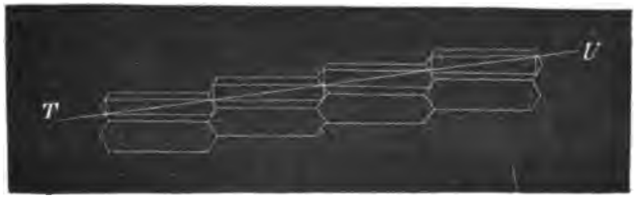
Unter dem Abplattungsverhältnisse der Fasern soll das Verhältniss m der Breite zur Dicke verstanden werden und zwar die

1) Prager Vierteljahresschrift, Bd. I. Ausserord. Beil. S. 1. (1854).

2) Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. VII S. 185.

Breite peripherisch, die Dicke aber radial gemessen. In seiner physiologischen Optik giebt v. Helmholtz für die menschliche Linse an $m = 3$; nach der von Czermak gegebenen Zeichnung (Taf. XI, Fig. 2) würde für die Fasern einer Dorschlinse sein $m = 5$. v. Helmholtz giebt ferner an, dass m nach dem Linsenkern hin zunehme, woraus sich ergeben würde, dass m im allgemeinen nicht constant, sondern eine Function von dem Radius ϱ der Linsenschicht sei. Wie nun diese Function auch beschaffen sein möge, so wollen wir doch zunächst zur klareren Einsicht in die Methode der Analytik des Problems von einfachen Voraussetzungen ausgehen. Sicher und fassbar an dem Problem ist aber der Umstand, dass man die Differenzialgleichung der Curvenschaaren aufstellen kann, wenn man annimmt, dass in einer und derselben Linsenschicht das Verhältniss m constant sei im Aequator der sphärischen Fischlinse, und dass sie scharf in die Axe auslaufe. Da der Querschnitt der Fasern verschwindend klein gegen den Radius ϱ einer Linsenschicht ist, so wird man auch das Differenzial einführen dürfen.

Wir betrachten nun den Durchschnitt einer Faser in einem Ebenenschnitte, welcher parallel mit der optischen Axe in dem Abstande a vom Linsencentrum geführt ist. Der Ebenenschnitt ist ein Kreis und wir suchen das Bogenelement der Curve, welches eine Transversale in dem schiefen Durchschnitte einer Einzelfaser sein wird. Um die Richtung der in Betracht kommenden Transversale näher zu bezeichnen, so wird dieselbe augenscheinlich die Verbindungslinie der Mittelpunkte jeder Diagonalreihe von Fasern sein. Die Querschnitte sind sechseckig und wabenförmig aneinander gefügt. Man erkennt leicht, dass man für die folgenden Betrachtungen an die Stelle des Gefüges von gestreckten Sechsecken in Parallelreihen aufeinander gelagerte Rechtecke von der halben Dicke setzen kann, wobei die Transversale TU mit den Diagonalen coincidirt (Fig. 1). Wir betrachten also statt der



Figur 1.

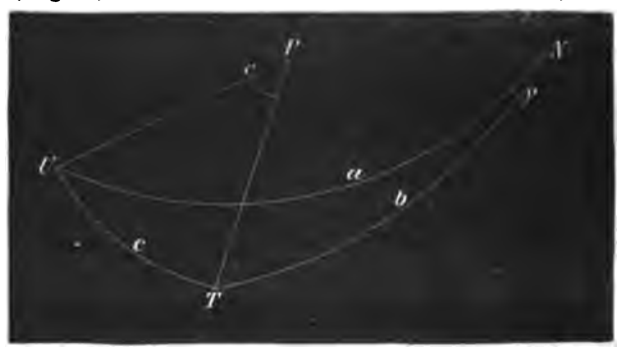
wirklichen Fasern solche von der gleichen Breite, aber der halben Dicke. Diese Dicke sei $\partial\varrho$ und folgeweise die Breite am Aequator gleich $2mf(\varrho)\partial\varrho$. Die rechtwinkligen Coordinaten des Punktes P der Curve in der Schliffebene seien x und y (x parallel zum Aequator, y parallel zur Linsenaxe); der Coordinatenanfangspunkt im Mittelpunkte M der kreisförmigen Schliffebene, η der rad. vect. des Punktes P, ϱ sein Abstand vom Linsencentrum C, wobei wir uns auf die Kugelform der Linse beschränken. Ist ∂b die Breite der zu P gehörigen Faser im Aequator, $\partial\beta$ dieselbe im Punkte P, so ist

$$\partial b = 2mf(\varrho)\partial\varrho,\quad \partial\beta = \frac{\sqrt{x^2+a^2}}{\varrho}\partial b,\quad \partial x = \frac{y}{\eta}\partial s.$$

Da $\varrho^2 = a^2 + \eta^2$ ist, so erhält man noch

$$\partial\eta = \frac{\varrho}{\eta}\partial\varrho,$$

wo $\partial\eta$ die scheinbare Dicke der Faser in der Schliffebene bedeutet. Um die Differenzialgleichung der Trajectorie in x und y zu erhalten, fehlt also nur noch die Relation zwischen $\partial\beta$ und ∂s, welche mit Hülfe der sphärischen Trigonometrie gefunden wird. Die betreffende körperliche Ecke wird gebildet von der Ordinate $y = PN$, der Kreistangente PT im Schliffe und der Tangente PU des Meridians (Fig. 2). Man sucht den Winkel $UPT = \gamma$; dann ist



Figur 2.

$\partial\beta = \sin\gamma\partial s$. Von dem sphärischen Dreiecke UNT sind zwei Seiten und der eingeschlossene Winkel c bekannt. Es ist nämlich

$$NPU = \alpha = 90^0 + \text{arc}\cos\frac{y}{\varrho},$$

$$NPT = \beta = 90^0 + \text{arc}\cos\frac{y}{\eta},$$

$$UNT = c = \text{arc}\tan\frac{a}{x}.$$

$$\cos\gamma = \cos\alpha\cos\beta + \sin\alpha\sin\beta\cos c = \frac{x}{\sqrt{a^2+x^2}} \times \frac{\varrho}{\eta}.$$

$$\sin\gamma = \frac{a}{\sqrt{a^2+x^2}} \times \frac{y}{\eta}.$$

Vereinigen wir sämmtliche Gleichungen miteinander, so resultirt

$$\frac{2mf(\varrho)\partial\varrho}{\varrho} = \frac{a\partial x}{a^2+x^2},$$

und dieses ist die Differenzialgleichung des geometrischen Ortes der Mittelpunkte von den Durchschnitten der diagonal continuirlich aneinander gereihten Fasern. Wenn in dem Integral dann $\varrho^2 = a^2+x^2+y^2$ substituirt ist, so hat man die Gleichung der Curvenschaar in rechtwinkligen Coordinaten.

Um uns nun von den Contouren auf einer Schlifffläche eine Vorstellung zu verschaffen, wollen wir für die Beschaffenheit der Function $f(\varrho)$ einige specielle Annahmen machen. Es sei zunächst $f(\varrho) = 1$, d. h. das Verhältniss der Breite zur Dicke der Fasern in allen Schichten des Aequators constant, also die Differenzialgleichung

$$\frac{2m\partial\varrho}{\varrho} = \frac{a\partial x}{a^2+x^2}.$$

Das Integral ist

$$\log\text{ nat }(a^2+x^2+y^2) = \frac{1}{m}\text{ arc tan }\frac{x}{a} + C.$$

Um die Constante C zu bestimmen, nehmen wir an, es werde $x=x_0$ für $y=0$; dann ist

$$\log\text{ nat }\frac{a^2+x^2+y^2}{a^2+x_0^2} = \frac{1}{m}\left(\text{arc tan }\frac{x}{a} - \text{arc tan }\frac{x_0}{a}\right).$$

Eine einfache Untersuchung dieser Curve lehrt, dass y noch für einen zweiten Werth $x=x_1$ verschwindet, so dass man hat

$$\log\text{ nat}\frac{a^2+x_1^2}{a^2+x_0^2} = \frac{1}{m}\left(\text{arc tan }\frac{x_1}{a} - \text{arc tan }\frac{x_0}{a}\right).$$

Man übersieht sofort, dass für diese Schaaren conjugirter Punktepaare $x_1 = x_0$ wird in einem bestimmten Punkte der x-Axe, welcher einen Pol der Curvenschaar darstellt. Wir setzen für diesen singulären Punkt $x_1 = x_0 = R$; dann ergiebt sich eine ein-

fache Beziehung zwischen R, a und m durch Differenzirung der Gleichung in a, x_1 und x_0. Man findet

$$\frac{2x_1 \partial x_1}{a^2+x_1^2} - \frac{2x_0 \partial x_0}{a^2+x_0^2} = \frac{a}{m}\left\{\frac{\partial x_1}{a^2+x_1^2} - \frac{\partial x_0}{a^2+x_0^2}\right\}$$

also für $x_1 = x_0 = R$

$$m = \frac{a}{2R} = \frac{a}{d}, \quad d = \frac{a}{m},$$

wo d den Abstand der beiden Pole in der oberen und unteren Hälfte der Schliffebene bezeichnet. Beispielsweise ist der Radius einer Linse vom Dorsch (gadus callarias) gleich 5 mm; ist $a = 2$ mm und $m = 5$, so würde $d = 0{,}4$ mm betragen. Der Abstand der beiden Pole vom Mittelpunkte M kann also nur ein sehr geringer sein, wie solches an einem Schliffe an einer gehärteten Schafslinse wahrgenommen wird, den Herr Professor Aubert mir zeigte. Da d mit a zugleich verschwindet, so verschwinden die getrennten Systeme in einem Meridionalschnitt und machen einem einzigen Systeme von concentrischen Kreisen Platz.

Es bleibt noch übrig, die Beschaffenheit der Curvenschaaren in der Umgebung der Pole zu untersuchen. Wir nehmen deshalb an, es differenziren sich x_1 und x_0 um eine sehr kleine Grösse 2Δ, so dass man hat $x_1 = R + \Delta$, $x_0 = R - \Delta$. Eliminirt man m, so geht die Gleichung in x_1 und x_0 über in

$$\log \text{nat}\left[1 + \frac{2R\Delta + \Delta^2}{a^2+R^2}\right] - \log \text{nat}\left[1 - \frac{2R\Delta - \Delta^2}{a^2+R^2}\right] = \frac{2R}{a}\left[\text{arc tan}\,\frac{R+\Delta}{a} - \text{arc tan}\,\frac{R-\Delta}{a}\right],$$

welche identisch verschwindet, wenn man nur bis zu Grössen der Kleinheit der III. Ordnung excl. entwickelt. Demnach gehen die Curven in der Umgebung der beiden Pole durch zwei Punkte der x-Axe, welche von jenen gleiche Abstände haben. Die Coordinaten der Curve, welche durch diese Punkte $x_1 = R + \Delta$ und $x_0 = R - \Delta$ geht, seien y und ξ; alsdann wird ihre Gleichung sein

$$\log \text{nat}\left[1 + \frac{2R\xi + \xi^2 + y^2}{a^2+R^2}\right] - \log \text{nat}\left[1 + \frac{2R\Delta + \Delta^2}{a^2+R^2}\right] = \frac{2R}{a}\left[\text{arc tan}\,\frac{R+\xi}{a} - \text{arc tan}\,\frac{R+\Delta}{a}\right],$$

und wenn man die Glieder bis zur Kleinheit der III. Ordnung excl. entwickelt,

$$\xi^2 + y^2 = \Delta^2,$$

welches die Gleichung eines Kreises ist. Wird $a=0$, so geht die allgemeine Gleichung über in

$$\log \text{nat} \frac{x^2+y^2}{R^2} = 0,\ x^2+y^2=R^2;$$

d. h. in einem Meridionalschnitte gehen sämmtliche Curven über in ein System von concentrischen Kreisen um das Kerncentrum C.

Wir wollen jetzt allgemein annehmen, es sei

$$f(\varrho)=1+\alpha\frac{\varrho}{r}+\beta\left(\frac{\varrho}{r}\right)^2+\ldots,$$

dann ist die Differenzialgleichung der Curven immer integrabel und die Curvenschaaren behalten immer noch zwei Pole; jedoch wird ihre Distanz d eine andere und die Curvenschaaren in der Umgebung derselben werden elliptisch. Um dies zu erweisen, können wir uns auf den Specialfall

$$f(\varrho)=1+\alpha\frac{\varrho}{r}$$

beschränken. Die Differenzialgleichung ist alsdann

$$2m\left(1+\alpha\frac{\varrho}{r}\right)\frac{\partial\varrho}{\varrho}=\frac{a\partial x}{a^2+x^2}.$$

Für $y=0$ erhält man aus dem Integrale

$$\log \text{nat}\frac{a^2+x_1^2}{a^2+x_0^2}+\frac{2\alpha}{r}\left(\sqrt{a^2+x_1^2}-\sqrt{a^2+x_0^2}\right)=$$
$$\frac{1}{m}\left(\text{arc tan}\frac{x_1}{a}-\text{arc tan}\frac{x_0}{a}\right).$$

Die Differenzirung dieser Gleichung nach x_0 und x_1 führt auf die Bedingungsgleichung

$$m=\frac{a}{2R}:\left(1+\alpha\frac{a}{r}\sqrt{1+\left(\frac{R}{a}\right)^2}\right).$$

Führt man nun in die allgemeine Coordinatengleichung diesen Werth von m, sowie die Coordinaten ξ und y ein, entwickelt wieder sämmtliche Glieder bis zu Grössen der Kleinheit III. Ordnung excl., so findet man

$$\frac{\xi^2}{\varDelta^2}+\frac{y^2}{\varDelta_1^2}=1,\ \varDelta_1^2=\varDelta_1^2\left\{1+\alpha\frac{a}{r}\,\frac{1+2\left(\frac{R}{a}\right)^2}{1+\left(\frac{R}{a}\right)^2}\right\}:\left(1+\alpha\frac{a}{r}\right).$$

Würde man ausgehen von der Funktion $f(\varrho)=\frac{\varrho}{r}$, so würde man finden

$$\frac{\xi^2}{\Delta^2}+\frac{y^2}{\Delta_1^2}=1,\ \Delta_1^2=\Delta^2\,\frac{1+2\left(\frac{R}{a}\right)^2}{1+\left(\frac{R}{a}\right)^2}.$$

In dem Falle also, wo α positiv ist, liegt die grössere Axe der Ellipsen parallel zur optischen Axe. Nun wird freilich das Verhältniss $R:a$ immer ziemlich klein sein, so dass die Ellipsen in der unmittelbaren Nähe der Pole sich wenig von Kreisen unterscheiden. Wäre es aber möglich das Axenverhältniss $\Delta:\Delta_1$ zu messen, so würde man im Stande sein, die Function $f(\varrho)=1+\alpha\frac{\varrho}{r}+\beta\left(\frac{\varrho}{r}\right)^2+\ldots$ zu bestimmen, d. h. die unbestimmten Coefficienten α, β, ... und zwar aus ebensoviel Schliffen in verschiedenen Abständen a_1, a_2, ... vom Linsencentrum.

Es ist nun aber mehr Aussicht vorhanden, die Function $f(\varrho)$ auf Schliffen zu messen, welche senkrecht zur optischen Axe geführt sind. In einem centralen Aequatorialschnitte werden die Fasern in ihrem grössten Querschnitte und senkrecht getroffen. In diesem wie in allen anderen zur optischen Axe senkrecht geführten Ebenenschnitten müssen Curvensysteme auftreten, welche von den concentrischen Kreisen der Linsenschichten abweichen oder sie durchschneiden. Denken wir uns einen solchen Schnitt im Abstande a von der Aequatorialebene geführt, bezeichnen die Polarcoordinaten mit η und ϑ, mit ϱ den rad. vect. der Schicht, in welchem der betrachtete Schnitt P der Faser liegt, so sind die Differenzialgleichungen folgende:

$$\partial b=2m f(\varrho)\partial\varrho,\ \partial\beta=\frac{\eta}{\varrho}\partial b,\ \eta\partial\vartheta=\partial\beta;$$

folglich die Differenzialgleichung der Diagonalcurven

$$\frac{f(\varrho)\partial\varrho}{\varrho}=\frac{\partial\vartheta}{2m}.$$

Nehmen wir zunächst an, es sei $f(\varrho)=1$, so ist

$$\varrho^2=\varrho_0^2 e^{\frac{1}{m}\vartheta}$$

und die Polargleichung auf dem Schliffe

$$\eta^2+a^2=(\eta_0^2+a^2)e^{\frac{1}{m}\vartheta}.$$

Dies ist die Gleichung einer **S p i r a l e**. Ist $a=0$, also der Ebenenschnitt die Aequatorialebene, so wird

$$\eta^2=\eta_0^2 e^{\frac{1}{m}\vartheta},$$

welches die Gleichung der **l o g a r i t h m i s c h e n S p i r a l e** von Bernoulli ist. Sind η_0 und η_1 zwei rad. vect. auf dem Durchmesser, welche um 180° von einander abstehen, so ist

$$\eta_1^2=\eta_0^2 e^{\frac{1}{m}\pi},$$

also

$$m=\frac{\pi}{2\,(\log \text{nat}\ \eta_1-\log \text{nat}\ \eta_0)}.$$

Ist beispielsweise im Dorschauge $m=5$, $\eta_0=2$ mm, so ist $\eta_1=2{,}738$ mm. Die Spirale würde dann im Punkte η_1 um 0,738 mm von dem Kreise abweichen, welcher zu η_0 gehört.

Nehmen wir jetzt an, es sei $f(\varrho)=\frac{\varrho}{r}$, so erhalten wir

$$\varrho-\varrho_0=\frac{1}{2m}r\vartheta$$

und die Polargleichung der Trajectorie auf der Schliffläche

$$\sqrt{\eta^2+a^2}-\sqrt{\eta_0^2+a^2}=\frac{1}{2m}r\vartheta;$$

welche ebenfalls die Gleichung einer Spirale ist. Ist $a=0$, so resultirt

$$\eta-\eta_0=\frac{1}{2m}r\vartheta,$$

welches die Gleichung der **A r c h i m e d i s c h e n S p i r a l e** ist. Sind wiederum η_0 und η_1 zwei rad. vect., deren Polarwinkel um 180° verschieden sind, so ist

$$\eta_1-\eta_0=\frac{1}{2m}r\pi,$$

folglich

$$m=\frac{r\pi}{2(\eta_1-\eta_0)}.$$

Ist beispielsweise $m = 5$, $r = 5$ mm, $\eta_0 = 2$ mm, so ergiebt sich $\eta_1 = 3{,}57$ mm und die Spirale weicht schon um 1,57 mm von dem Kreise ab, welcher durch η_0 geht. Bei dem hier zu Grunde gelegten Werthe der Function $f(\varrho)$, welcher sich den natürlichen Verhältnissen weniger anpasst als der vorhergehende, schweifen die Curven stärker aus. Es lässt sich natürlich die allgemeine Function $f(\varrho) = 1 + \alpha \frac{\varrho}{r} + \beta \left(\frac{\varrho}{r}\right)^2 + \ldots$ immer genauer bestimmen, wenn man Schliffe in verschiedenen Abständen a_1, a_2, ... herstellt.

Es giebt nun immer zwei solcher Spiralsysteme von entgegengesetzter Drehung und sie sind in jedem senkrecht zur optischen Axe geführten Schnitte unipolar. Denkt man sich aber einen solchen Schnitt im Abstande a vom Linsencentrum um die Aequatorialaxe gedreht, so werden die Spiralsysteme bipolar und gehen nach einer Drehung von 90° in die Thomas'schen Curvensysteme über, welche also nur einen Specialfall dieser interessanten Figuren bilden. Für irgend einen beliebigen Schnitt einer kugelförmigen Krystalllinse lässt sich ohne Schwierigkeiten die Differenzialgleichung der Spiralen herleiten; sie ist jedoch so complicirt, dass wir hier von der Integration absehen. Das Resultat unserer Untersuchungen können wir so formuliren, dass in jedem beliebigen Schnitte einer Krystalllinse im allgemeinen zwei Schaaren bipolarer Spiralen auftreten, welche als die Verbindungslinien der Mittelpunkte von den Diagonalreihen der Faserschnitte anzusehen sind.

Schreiben an den Herausgeber.

Von

Prof. Dr. **J. Tarchanoff** in St. Petersburg.

Im Jahre 1874 erschien in dem von Ihnen redigirten Archive eine Mittheilung[1]) des Herrn Dr. Cyon, der damals noch als Professor der Physiologie in unserer Medico-chirurgischen Akademie fungirte. In der betreffenden Mittheilung hat Dr. Cyon meine Arbeit „Ueber den Einfluss der Temperaturänderungen auf die centralen Enden der Herznerven“ veröffentlicht.

In dieser Mittheilung sagt Dr. Cyon unter Anderem Folgendes: „Ich habe daher den Dr. Tarchanoff zu einer erneuerten Vornahme einer solchen Untersuchung veranlasst, deren Resultat hier mitgetheilt werden soll“ (S. 342) und etwas weiter sagt er wieder: „Ich will nun noch hinzufügen, dass, ehe wir zu den Versuchen selbst geschritten sind, Herr Tarchanoff eine Reihe von sorgfältigen Temperaturmessungen ausgeführt hat“ u. s. w. (S. 343).

Aus den angeführten Citaten kann ein Jeder sich überzeugen, dass in der betreffenden Mittheilung des Herrn Cyon die Rede von meiner Arbeit ist, an welcher Dr. Cyon zuweilen Theil genommen hatte; denn diese Arbeit wurde damals von mir in dem Laboratorium des Herrn Cyon und folglich unter seiner Leitung geführt. Beiläufig sei noch erwähnt, dass ich damals schon Dr. der Medicin war und seit meiner Studentenzeit mich speciell mit der Physiologie beschäftigt und schon früher einige physiologische Untersuchungen, die aber nicht unter Cyon's Leitung gemacht worden sind, veröffentlicht habe.

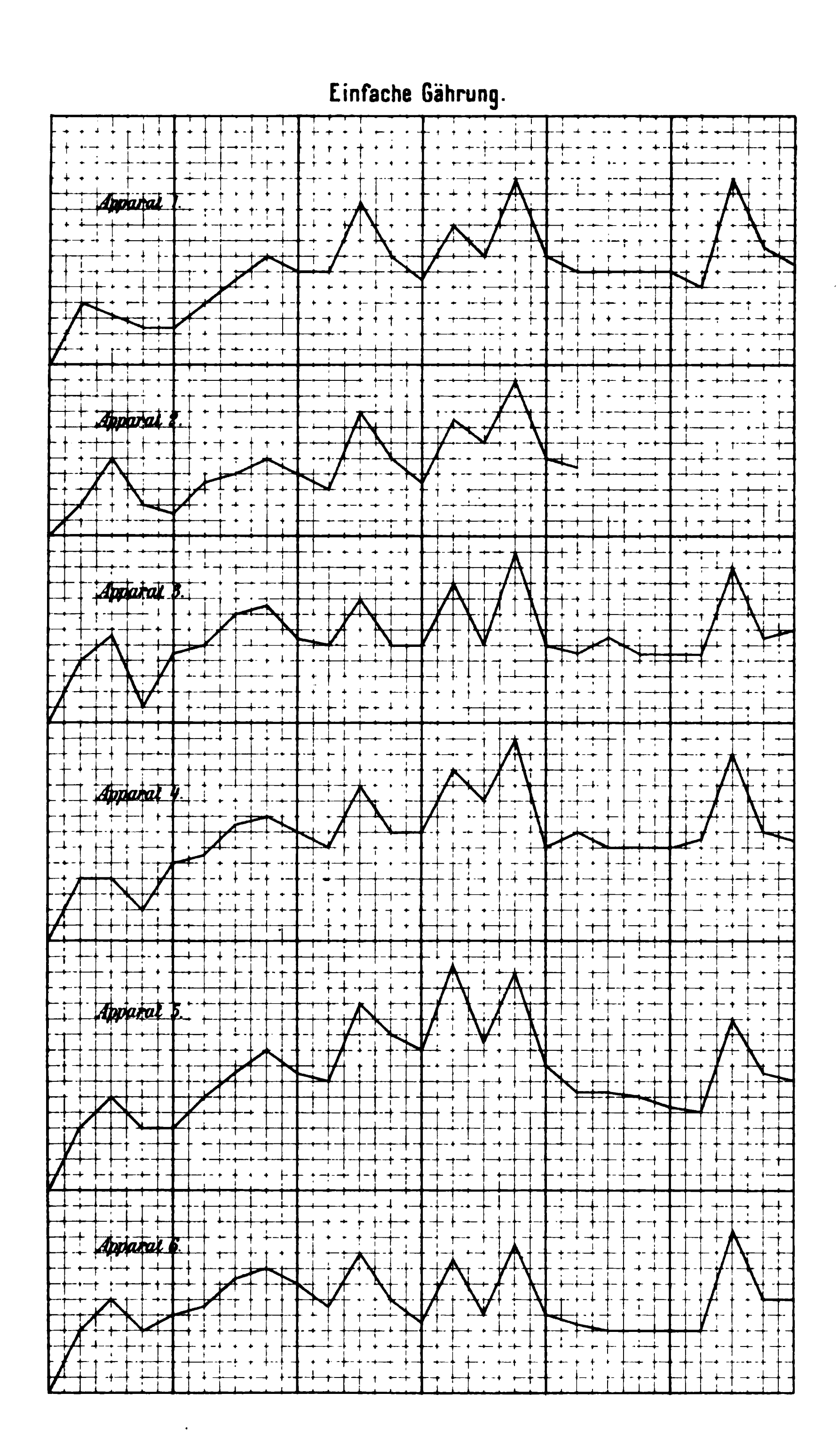
Man kann sich nach Alledem meine Verwunderung denken, als ich in der unlängst erschienenen Sammlung von allen früher veröffentlichten Arbeiten des Herrn Cyon unter dem Titel: „Gesammelte physiologische Arbeiten“ von Dr. E. Cyon, Berlin 1888,

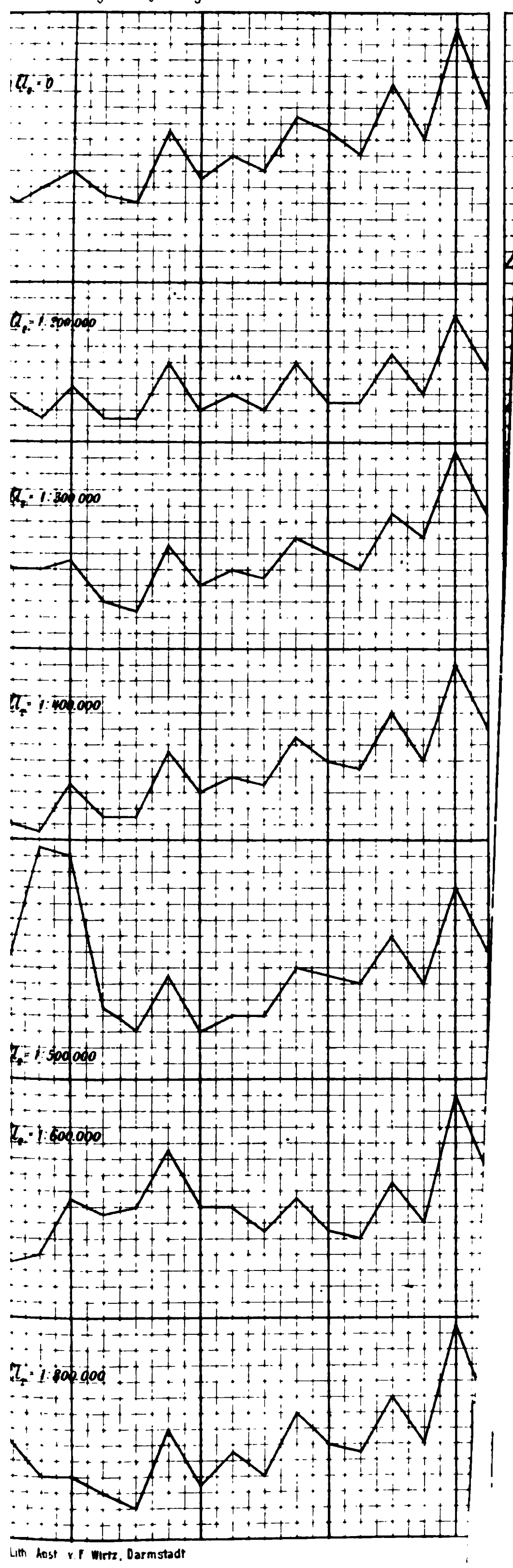
---

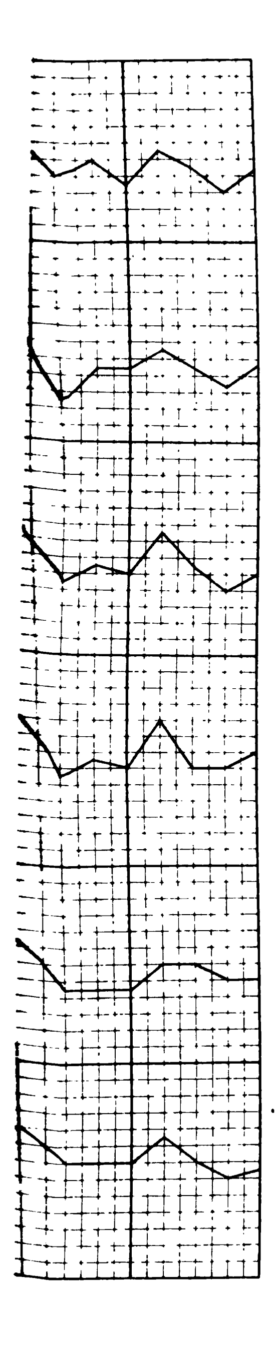
1) Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 8. 1874, S. 340.

auch meine eingangserwähnte Arbeit, aber ohne jedwede Erwähnung meines Namens und folglich als eine eigene Arbeit des Herrn Cyon abgedruckt vorfand.

Ich lege keinen besonderen Werth auf diese meine Arbeit, aber dessenungeachtet halte ich es für meine Pflicht, die medicinische Welt auf diese letzte That des Herrn Cyon aufmerksam zu machen, da dieselbe nicht ohne Bedeutung in dem Sittengemälde unserer Zeit ist.

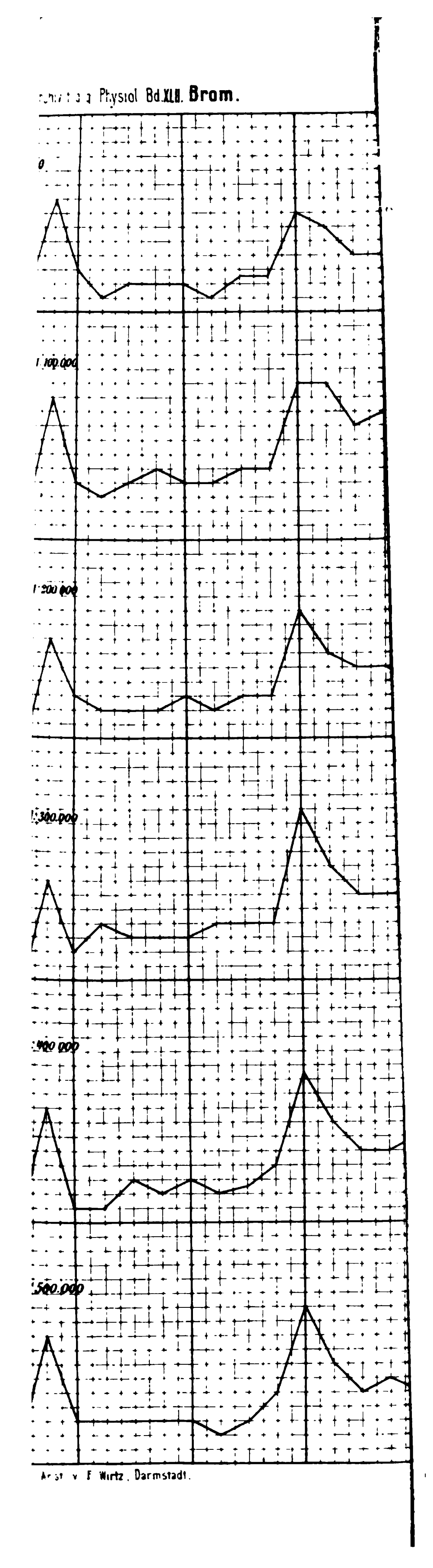

Einfache Gährung.
Apparat 1.
Apparat 2.
Apparat 3.
Apparat 4.
Apparat 5.
Apparat 6.

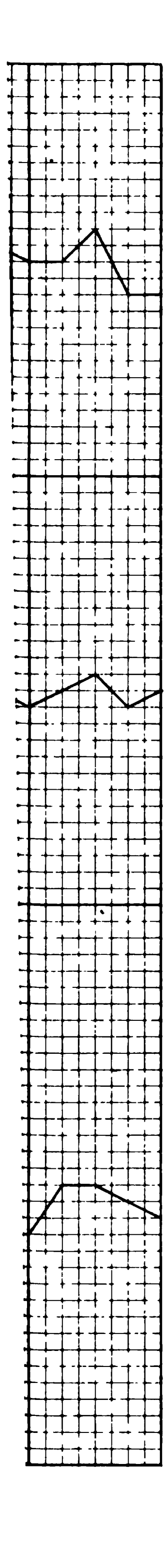




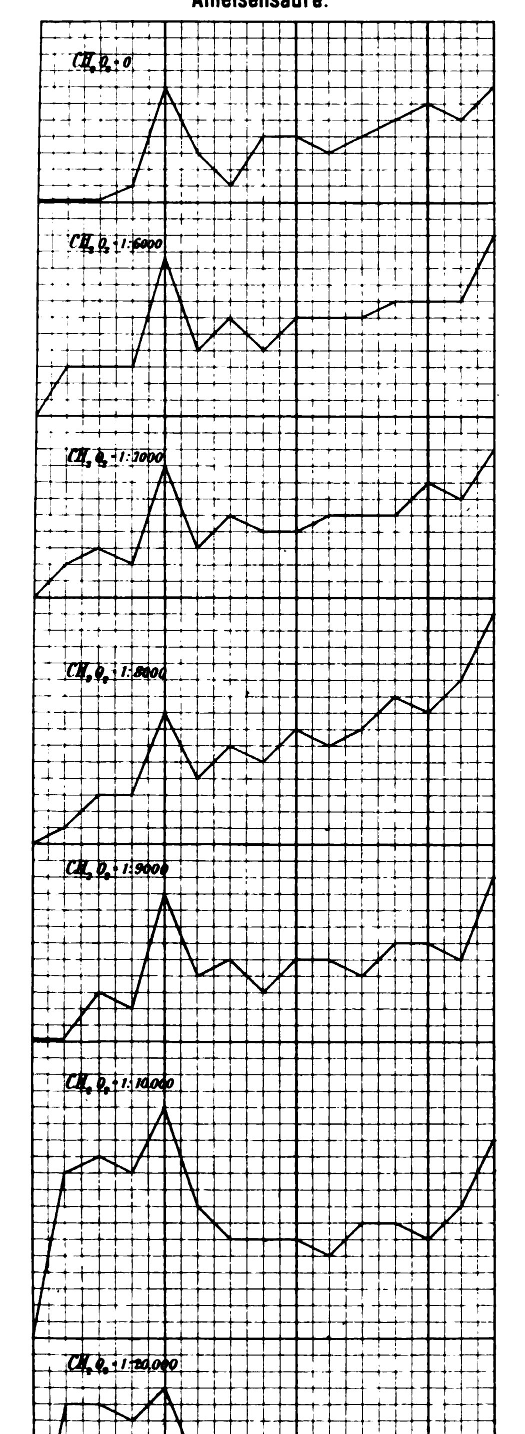
Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt

Verlag v. Emil St

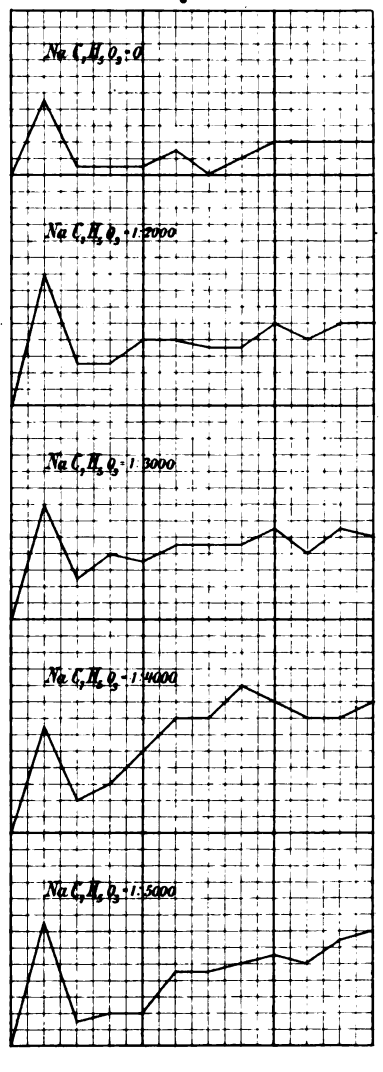

0
1:100.000
1:200.000
1:300.000
1:400.000
1:500.000



Ameisensäure.



Salicylsäure.



Ueber Hefegifte.

Von

Prof. Dr. **Hugo Schulz** (Greifswald).

Hierzu Tafel III bis VIII.

In meinem Aufsatz: „Zur Lehre von der Arzneiwirkung“[1]) hatte ich den Satz ausgesprochen, dass jeder Reiz auf eine einzelne Zelle sowohl, wie auch auf die aus Zellgruppen bestehenden Organe entweder eine Vermehrung oder eine Verminderung ihrer physiologischen Leistungen bedinge, entsprechend der geringeren oder grösseren Intensität des Reizes. Die Richtigkeit dieses Satzes habe ich in derselben Arbeit für das Verhalten der thierischen Zelle gegenüber dem Einfluss von Arzneistoffen darzuthun versucht und auf seine Bedeutung für die Therapie hingewiesen.

Bei der Bearbeitung dieser Frage erschien es mir in vieler Hinsicht wichtig und interessant nachzusehen, ob das, was ich dort im Hinblick auf die thierische Zelle ausführte, auch für die Pflanzenzelle gelte. Im bejahenden Fall musste der von mir aufgestellte Satz an Basis gewinnen und als für jede lebende Zelle gültig sich erweisen. Einzelne Beispiele über das Verhalten von Hefe gegenüber Substanzen, die als Hefegifte wirken können, führte ich in der genannten Arbeit schon an und konnte für die Ameisensäure sowie das Thallin den zahlenmässigen Nachweis beibringen, dass die Gährungsthätigkeit der Hefe durch sehr geringe Mengen eines der genannten Stoffe über die Norm gesteigert werden kann. Es ist allerdings auch auf diesem Gebiete die Erfahrung dem Experimente bereits lange vorausgeeilt, und dass Zusätze von sonst gährungswidrigen Substanzen, wie z. B. Kupfer-

1) Virchow's Archiv 1877, Bd. 108, S. 427.

vitriol oder Salicylsäure, unter Umständen die Hefe zu energischerer Thätigkeit veranlassen können, gewissen Gewerben nicht unbekannt.

Experimentelle Untersuchungen über diesen Vorgang liegen indess, soweit mir bekannt, in der von mir angestrebten Ausdehnung bisher noch nicht vor. Grade die Hefenzelle eignet sich besonders gut als Versuchsmaterial, da sie uns die Möglichkeit an die Hand giebt, auf ihre Lebensenergie durch Messung der Producte ihrer Thätigkeit directe Schlüsse ziehen zu können.

I. Anordnung der Versuche.

Als ich zuerst an die Lösung der mir gestellten Aufgabe heranging, hoffte ich, durch einfache Bestimmung der während der Gährung gelieferten Kohlensäure zum Ziele kommen zu können. Ich bediente mich dazu der kleinen, von A. Mayer[1]) angegebenen Apparate, die es gestatten, die gebildete Kohlensäure durch Wägung zu ermitteln. So zweckmässig und für einfachere Versuchsbedingungen ausreichend diese Apparate auch sind, so sah ich mich doch im Verlauf der Untersuchung aus mehreren Gründen genöthigt, eine andere Methode zu wählen. Abgesehen davon, dass ich mit grösseren Quantitäten Hefe arbeiten musste, deren gegenseitiges Gewichtsverhältniss bei mehreren gleichzeitigen Versuchen sich kaum in genügender Weise bestimmen liess, haftete dem Arbeiten mit den Maye r'schen Apparaten noch ein anderer, wesentlicherer Mangel an.

Es erwies sich nämlich als unmöglich, zumal wenn zur selben Zeit eine grössere Anzahl von Apparaten in Thätigkeit sich befand, in kürzeren Zwischenräumen und bei allen Ansätzen zu möglichst gleicher Zeit den Stand der Hefethätigkeit genau zu controlliren. Das Wägen von 10—12 Apparaten hintereinander bedingte zeitlich für den ersten und letzten zur Wägung gelangenden Ansatz bereits eine wesentliche Differenz. Auch war der Fall in's Auge zu fassen, dass innerhalb einer beliebigen Zeit einzelne Apparate erheblich mehr Kohlensäure producirten als der, zum Vergleiche dienende, nicht mit einem Hefegift versehene Ansatz; dann aber, nach einer solchen vorübergehend gesteigerten Leistung auch wieder bedeutend weniger. So von aussen liess sich das selbstverständlich nicht controlliren, gegebenen Falles aber konnte sich

1) A. Mayer, Untersuchungen über die alkoholische Gährung. Heidelberg 1869.

das Endergebniss so gestalten, dass überall gleich viel Kohlensäure gebildet worden, mithin die Gährung scheinbar durchgehend denselben Verlauf genommen hatte. Es fehlte, mit einem Worte, die Möglichkeit einer momentanen Beobachtung der in den einzelnen Apparaten sich abspielenden Vorgänge. Nach mehreren fruchtlosen Versuchen habe ich mich dann schliesslich zu einem Verfahren gewandt, das allen Anforderungen entsprach. Es gelang, die Versuchsbedingungen so zu stellen, dass auf der einen Seite eine weitgehende Unabhängigkeit von der, in den einzelnen Apparaten vorhandenen Hefemenge erreicht, und andererseits es möglich wurde, den Verlauf der Gährung in jedem Augenblick, auch bei mehreren gleichzeitig arbeitenden Ansätzen im Verlauf von ein paar Minuten controlliren zu können. Das meinem Verfahren zu Grunde liegende Princip war folgendes:

Befand sich der Gährungsansatz in einem luftdicht abgeschlossenen Raum, so musste die während der Gährung entwickelte Kohlensäure einen bestimmten Druck bedingen. Dieser Druck liess sich messen durch eine von ihm aufgetriebene Quecksilbersäule. Da unter übrigens gleichen, äusseren Verhältnissen in reinen, giftfreien Ansätzen schon durch die Verschiedenheit der angewandten Hefequantitäten Druckdifferenzen bedingt werden mussten, so wurde nicht die Druckhöhe als solche bestimmt, sondern die Wege, welche die einzelnen Quecksilbersäulen innerhalb eines gleichen Zeitraums zurücklegten. Die auf solche Weise bei den verschiedenen Apparaten erhaltenen Werthe liessen sich graphisch durch Curven darstellen, die untereinander einen Vergleich gestatteten. Voraussichtlich mussten diese Curven bei völlig gleichmässigen Ansätzen nahezu parallel verlaufen. Dass das der Fall war, wird die weitere Schilderung ergeben.

Die Construction der einzelnen Apparate war diese: Starkwandige, gleichgrosse, mit Fuss versehene und etwa 200 ccm fassende Glascylinder waren an ihrem oberen, offenen Ende aussen mit einem breiten Metallring versehen, in den Schraubengänge eingeschnitten waren. Die Metallringe waren mit der Glaswand sorgfältig und fest durch Kitt vereinigt. Auf die Cylinder passten starke, aus Messing gearbeitete und an ihren Innenwänden mit dem, den Schraubengängen entsprechenden Muttergewinde versehene Kappen. Die Kappendeckel waren zweimal durchbohrt, durch jede Bohrung führte ein genau eingelöthetes Metallrohr.

Durch die eine Bohrung reichte, mit der Wand des Metallrohres verkittet, eine meterlange Glasröhre mit dicker Wand und engem, etwa 1 mm im Durchmesser haltendem Licht. Aussen zeigte die Röhre Millimetertheilung, sie war oben und unten offen und sollte als Steigerohr dienen. Durch die zweite Bohrung ragte, aber nach unten nur eben durch den Kappendeckel reichend, ein weiteres, in seinem oberen Drittel mit Geisler'schem Hahn versehenes Glasrohr, gleichfalls an beiden Enden offen. Es sollte im gegebenen Falle ermöglichen, bei zu starker Kohlensäurespannung den betreffenden Apparat möglichst schnell entlasten zu können.

Die Anstellung der einzelnen Versuche geschah durchgehend in derselben Weise. Zunächst wurde in die, vorher auf das Sorgfältigste gereinigten Cylinder die als Nährflüssigkeit für die Hefe dienende Traubenzuckerlösung eingefüllt. Sie war ein für allemal 10procentig. Da die Zusätze der starkverdünnten Giftlösungen eine grössere Verdünnung der Traubenzuckerlösung bedingen mussten, es aber weiterhin sehr darauf ankam, dass die Mischung von Nährflüssigkeit und Gift eine möglichst innige werde, so wurde — mit Ausnahme der ersten, als Probe dienenden Versuche mit reiner Zuckerlösung — stets folgender Weg eingeschlagen: Eine, der Anzahl der Gährungsapparate entsprechende Zahl von weissen Glasflaschen mit sorgfältig eingeschliffenem Glasstöpsel diente zur Darstellung der Nährflüssigkeit. Zunächst wurden in jede aus der Bürette je 40 ccm Traubenzuckerlösung eingefüllt. Die Flasche, welche als Controlle zu dienen bestimmt war und desshalb nur reine Zuckerlösung enthalten durfte, bekam dann noch aus einer zweiten Bürette 10 ccm destillirtes Wasser. Sie enthielt demgemäss nun 50 ccm Flüssigkeit mit 4 Gramm Traubenzucker. Die sämmtlichen anderen Ansätze wurden dann mit destillirtem Wasser und der Giftlösung in der Weise gefüllt, dass dieser Zusatz gleichfalls wieder genau 10 ccm ausmachte, der Gehalt an Zucker und an Lösungsmittel also genau derselbe war, wie bei dem Controllansatz. Um das richtige Verdünnungsverhältniss für die einzelnen Gifte herstellen zu können, hatte ich mir eine Tabelle für jede Concentration angefertigt. Die Urlösungen der Gifte hatten bei den meisten Versuchen die Stärke von 0,1—0,01 %. Wollte ich z. B. Sublimat in einer Verdünnung von 1 : 50000 wirken lassen, so wurden auf 40 ccm Traubenzuckerlösung 9 ccm destillirtes Wasser und 1 ccm einer 0,1 % Sublimatlösung zugefügt. Dann befanden

sich also in 50 ccm Lösung 0,001 gr Sublimat entsprechend einer Concentration von 1 : 50000, ausserdem aber nach wie vor die 4 gr Traubenzucker. Die Giftlösungen wurden ausnahmslos aus einer Bürette zufliessen gelassen, die mit einem Glashahne versehen war, so dass irgend eine Alteration durch Contact mit dem Gummirohr, wie bei dem gewöhnlichen Quetschhahnverschluss, ausgeschlossen war. Auch liess sich eine absolute Sauberkeit dieser Bürette in all ihren Theilen viel leichter controlliren. Sie wurde jedesmal vor der eigentlichen Füllung mit ein paar Cubikcentimetern der zum Versuche bestimmten Giftlösung sorgfältig ausgespült und durch den Hahn wieder entleert. Aus naheliegendem Grunde wurden immer die stärksten Verdünnungen zuerst angefertigt. Waren auf diese Weise sämmtliche Flaschen mit ihren Ansätzen versehen, so wurden sie mit den Glasstöpseln verschlossen und der Inhalt jeder Flasche durch 50 kräftige Schüttelschläge auf das innigste gemischt. Dann wurden die verschlossenen Flaschen bis zum anderen Tage an einen kühlen Ort und in's Dunkle bei Seite gestellt. Am folgenden Morgen wurden darauf die einzelnen Ansätze in die für sie bestimmten, oben geschilderten Cylinder eingefüllt, bis der letzte Tropfen ausgeflossen war. Um jeden Irrthum zu verhüten, trugen Cylinder und Flaschen übereinstimmende, in das Glas eingravirte Nummern. Dann wurde in jeden Cylinder ein viel engeres, gleichfalls mit Fuss versehenes und mit Quecksilber zu $^3/_4$ seines Inhalts gefülltes Cylinderchen eingestellt, dessen oberer Rand die Nährflüssigkeit um 1—2 cm überragte. Darauf erst wurde die Hefe zugesetzt. Diese Reihenfolge ist nothwendig, um zu vermeiden, dass zu viel Hefe unter den Fuss des Cylinderchens geräth und dadurch nur schwierig mit dem übrigen Inhalt des Apparates in Verbindung treten kann. Es wurde stets ganz frische Bäckerhefe genommen. Etwa 20 gr derselben wurden mit wenig destillirtem Wasser zu einem gleichmässigen dicken Brei verrührt und dann von diesem Brei mit Hilfe der Pipette je 1 ccm jedem Ansatz zugesetzt. Für jeden Apparat wurde die Pipette frisch gefüllt, nachdem ebenso jedesmal der Hefebrei von Neuem wieder aufgerührt war. Dann wurden die Apparate geschlossen. Zunächst wurde auf die obere, von der Glaswand und dem Metallring gebildete Kante ein mit Vaseline recht geschmeidig gemachter Gummiring aufgelegt, darauf die Kappe fest aufgeschraubt. Dann tauchte das Steigerohr tief in das Quecksilber des kleinen inneren Cylinderchens

ein und die Communication der über dem Ansatz befindlichen Luft mit der Atmosphäre war einstweilen durch Offenstellen des Hahnes an dem weiten Glasrohr noch frei. Mittlerweile war ein grosses Metallbassin mit Wasser von 21° C. gefüllt, das durch untergestellte Flammen und durch wiederholtes Umrühren in all seinen Theilen auf dieser Temperatur constant erhalten wurde. In dieses Wasser wurden darauf sämmtliche Apparate eingesetzt. Da die Metallkappen das Ablesen an dem Steigerohr für eine bestimmte Zeit unmöglich machen mussten, so wurde mit Hilfe eines Gebläses zunächst Luft in jeden Apparat gedrückt, so lange, bis das aufsteigende Quecksilber gerade über der Kappe sichtbar wurde. Hierzu diente gleichfalls das weitere Glasrohr. Nachdem die gewünschte Höhe der Quecksilbersäule erreicht war, wurde der Hahn verschlossen. Es befanden sich demgemäss jetzt alle Apparate in einer durchweg gleichmässigen Temperatur, ausserdem überragte das Niveau des Wassers die Verschlusskappen in einiger Höhe, so dass jede während des Versuchs auftretende Undichtigkeit sofort durch das Aufperlen des austretenden Gases constatirt werden konnte. Der Stand der Quecksilbersäulen wurde von Viertel- zu Viertelstunde bestimmt und notirt; da die Apparate in zwei Reihen hintereinander standen, dauerte die jedesmalige Beobachtung aller Apparate höchstens 3 Minuten.

Alle Aussenbedingungen waren also so gleichmässig gestellt, wie nur möglich, es fragte sich nur, ob die ganze Anordnung für die Lösung der mich beschäftigenden Frage zweckentsprechend sei. Zu dem Ende wurden zunächst Probeversuche mit Hefe und reiner giftfreier Zuckerlösung gemacht, die, abgesehen für ihre Bedeutung für die folgenden Versuche, auch noch zeigten, was etwa zu verbessern war. Ich will mich darauf beschränken, hier nur den Verlauf eines solchen Versuchs mitzutheilen.

Zur Erläuterung der folgenden Tabellen sei bemerkt, dass die erste Zahlenreihe bei jedem Apparat dem beobachteten Stande des Quecksilbers im Steigerohr entspricht. Die zweite, unter D (Differenz) befindliche Reihe giebt die Wege an — wie bei der ersten Reihe in Centimetern — die von den Quecksilbersäulen innerhalb je einer Viertelstunde zurückgelegt waren. Diese Werthe lieferten weiterhin das Material zu den Curventafeln.

Die zu diesem Versuche gehörende Tafel III ist in den gleichen Verhältnissen gezeichnet wie alle übrigen. Die horizontalen Linien

entsprechen Millimetern, die Distanz von einem Punkt zum andern dem Zeitraum von 15 Minuten. Der Ablauf einer Stunde ist durch eine markirte senkrechte Linie bezeichnet. Wie eine nähere Betrachtung der Curven ergiebt, ist der Verlauf derselben den Voraussetzungen entsprechend. Die Verschiedenheiten in ihrem Verlauf, die ihren Grund in dem Umstande haben, dass ein völlig gleiches Verhältniss zwischen den einzelnen Hefemengen unerreichbar war, treten in den Hintergrund gegenüber den Punkten, in denen die Curven unter sich übereinstimmen.

Versuch mit reiner Traubenzuckerlösung.

Sämmtliche Apparate um $9^h 15^m$ fertig im Wasserbade. Erste Ablesung um $9^h 30^m$.

Zeit.	1.	D:	2[1].	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:
9.30	14.00	0.00	12.60	0.00	12.50	0.00	14.10	0.00	11.50	0.00	12.40	0.00
9.45	14.00	0.40	12.60	0.20	12.50	0.40	14.10	0.40	11.50	0.40	12.40	0.40
10.00	14.40	0.35	12.80	0.50	12.90	0.55	14.50	0.40	11.90	0.60	12.80	0.60
10.15	14.75	0.25	13.30	0.20	13.45	0.10	14.90	0.20	12.50	0.40	13.40	0.40
10.30	15.00	0.25	13.50	0.15	13.55	0.45	15.10	0.50	12.90	0.40	13.80	0.50
10.45	15.25	0.40	13.65	0.35	14.00	0.50	15.60	0.55	13.30	0.60	14.30	0.55
11.00	15.65	0.55	14.00	0.40	14.50	0.70	16.15	0.75	13.90	0.75	14.85	0.70
11.15	16.20	0.70	14.40	0.50	15.20	0.75	16.90	0.80	14.65	0.90	15.60	0.80
11.30	16.90	0.60	14.90	0.40	15.95	0.55	17.70	0.70	15.45	0.75	16.40	0.70
11.45	17.50	0.60	15.30	0.30	16.50	0.50	18.40	0.60	16.30	0.70	17.10	0.55
12.00	18.10	1.05	15.60	0.80	17.00	0.80	19.00	1.00	17.00	1.20	17.65	0.90
12.15	19.15	0.70	16.40	0.50	17.80	0.50	20.00	0.70	18.20	1.00	18.55	0.60
12.30	19.85	0.55	16.90	0.35	18.30	0.80	20.70	0.70	19.20	0.90	19.15	0.45
12.45	20.40	0.90	17.25	0.75	18.80	0.90	21.40	1.10	20.10	1.45	19.60	0.85
1.00	21.30	0.70	18.00	0.60	19.70	0.50	22.50	0.90	21.55	0.95	20.45	0.50
1.15	22.00	1.20	18.60	1.00	20.20	1.10	23.60	1.30	22.50	1.40	20.95	0.95
1.30	23.20	0.70	19.60	0.50	21.30	0.50	24.70	0.60	23.90	0.80	21.90	0.50
1.45	23.90	0.60	20.10	0.45	21.80	0.45	25.30	0.70	24.70	0.65	22.40	0.45
2.00	24.50	0.60	20.55		22.25	0.55	26.00	0.60	25.35	0.65	22.85	0.40
2.15	25.10	0.60			22.80	0.45	26.60	0.60	26.00	0.60	23.25	0.40
2.30	25.70	0.60			23.25	0.45	27.20	0.60	26.60	0.55	23.65	0.40
2.45	26.30	0.50			23.70	0.45	27.80	0.65	27.15	0.50	24.05	0.40
3.00	26.80	1.20			24.15	1.00	28.45	1.20	27.65	1.10	24.45	1.05
3.15	28.00	0.75			25.15	0.55	29.65	0.70	28.75	0.75	25.40	0.60
3.30	28.75	0.65			25.70	0.60	30.35	0.65	29.50	0.70	26.00	0.60
3.45	29.40				26.30		31.00		30.20		26.60	

Nachdem die Gährung ordentlich in Gang gekommen, sehen wir zunächst in der zweiten Stunde durchgehend die Curven ansteigen und genau zur selben Zeit ein Maximum erreichen. Ebenso fallen für die dritte, vierte und sechste Stunde die Maximalwerthe durchweg genau auf denselben Zeitpunkt. In der fünften

1) Apparat 2 wurde zwischen $1^h 45^m$ und $2^h 10^m$ undicht.

Stunde ist ein mehr gleichförmiges Arbeiten in allen Apparaten ersichtlich, die Schwankungen innerhalb der Werthe *D* betragen überall nur 1 Millimeter. Ich glaube, dass diese eine Tafel schon genügt, um den Nachweis zu liefern, dass die von mir gewählte Versuchsanordnung eine zweckentsprechende war; eine irgendwie wesentliche Schwankung im Verlauf der Curven, die auf Versuchsfehler oder Verschiedenheit in der Construction der einzelnen Apparate sich zurückführen liesse, kommt nicht vor, trotzdem sechs Ansätze gleichzeitig arbeiteten. Es stand zu erwarten, dass die Curven ein wesentlich anderes Aussehen annehmen würden, wenn für die Hefe differente Stoffe ihrer Nährflüssigkeit zugesetzt wurden.

II. Versuche mit Hefegiften.

Bei der Lösung des vorgesetzten Themas kam es, der Natur desselben entsprechend, nicht darauf an, die Grenze zu finden, wo die Hefe arbeitsunfähig wurde. Die dazu nothwendigen Quantitäten sind für die einzelnen, von mir geprüften Stoffe zumeist schon experimentell festgestellt und bekannt. Dagegen war es geboten, um recht deutliche Erscheinungen zu Gesicht zu bekommen, solche Substanzen zu wählen, die als energischere Hefegifte nach aller Erfahrung zu wirken im Stande sind. Auch habe ich abgesehen von Verbindungen, die als normales Ernährungsmaterial der Hefezellen dienen, wenn sie in genügender Verdünnung vorhanden sind, z. B. Schwefelsäure und Phosphorsäure. Untersucht wurden dagegen: Sublimat, Jod, Brom, arsenige Säure, Chromsäure, Salicylsäure (als Natronsalz) und Ameisensäure.

a) Sublimat.

Die Eigenschaft des Sublimates, $HgCl_2$, schon in geringer Menge dem Protoplasma entschieden feindlich gegenüber zu stehen, nicht weniger aber auch weitere Ideenverbindungen, die sich an den hohen arzneilichen Werth des Sublimats und anderer Quecksilberverbindungen anschlossen, liessen Versuche mit diesem Stoff als besonders aussichtsreich erscheinen.

Die in den drei Versuchen erhaltenen Zahlen, sowie die für die beiden ersten Versuche beigegebenen Curventafeln (Taf. IV) ergeben, dass bei der Wirkung kleiner Sublimatmengen auf Hefe eine deutliche Steigerung der Hefearbeit zu Stande kommt, wenn die Nährflüssigkeit einen Sublimatgehalt von 1 : 500.000 bis 1 : 700.000 besitzt. Streng genommen gelten diese Werthe nur für die vor-

liegenden Beobachtungen. Es hätte ja, denkbarer Weise, auch der Fall eintreten können, dass mir eine Hefe unter die Hände gerathen wäre, die noch anders beschaffen war, als die zu den Versuchen benutzten Proben. Wie ein Vergleich der beiden Curven von Tafel IV zeigt, bei denen kein Sublimat vorhanden gewesen war, differiren diese in ihrem Aeusseren schon nicht unerheblich. Noch prägnanter wird dieser Unterschied, wenn wir sie mit den Curven auf Tafel III vergleichen. Der Grund dieser Verschiedenheiten liegt aber auf der Hand und ist für das Gesammtergebniss aller Versuche gegenstandslos. Ich musste eben zu jeder neuen Beobachtung andere Hefe verwenden. Für die einzelnen Versuchsreihen ist nur die Curve zunächst maassgebend, die der normalen Hefearbeit, unbeeinflusst durch irgend eine fremde Substanz, entspricht. Eine genaue Durchmusterung der beiden mitgetheilten Curvenreihen zeigt zunächst, namentlich bei der zweiten, eine Eigenthümlichkeit, der wir auch weiterhin noch begegnen werden, dass nämlich bei zunehmender Verdünnung des Sublimats eine Art von Gleichgewichtszustand zwischen Hefe und Gift sich entwickelt, derart, dass scheinbar gar keine Wirkung sich äussert. Dann tritt

1. Versuch.

Der Sublimatgehalt der Ansätze betrug bei: Apparat 1 = 0, App. 2 = 1:200.000, App. 3 = 1:300.000, App. 4 = 1:400.000, App. 5 = 1:500.000, App. 6 = 1:600.000, App. 7 = 1:700.000, App. 8 = 1:800.000. Die erste Ablesung konnte vorgenommen werden um $9^h 5^m$.

it.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:	7.	D:	8.	D:
.05	14.20	0.60	13.20	0.40	14.20	0.60	12.95	0.25	11.85	0.50	13.65	0.45	12.80	0.45	14.00	0.80
.15	14.80	0.50	13.60	0.25	14.80	0.50	13.20	0.10	12.35	0.80	14.10	0.35	13.25	0.35	14.80	0.60
30	15.30	0.60	13.85	0.15	15.30	0.50	13.30	0.05	13.15	1.45	14.45	0.40	13.60	0.50	15.40	0.40
45	15.90	0.70	14.00	0.35	15.80	0.55	13.35	0.35	14.60	1.40	14.85	0.75	14.10	0.60	15.80	0.40
00	16.60	0.55	14.35	0.15	16.35	0.30	13.70	0.15	16.00	0.45	15.60	0.65	14.70	0.25	16.20	0.30
15	17.15	0.50	14.50	0.15	16.65	0.25	13.85	0.15	16.45	0.30	16.25	0.70	14.95	0.20	16.50	0.20
30	17.65	0.95	14.65	0.50	16.90	0.65	14.00	0.55	16.75	0.65	16.95	1.05	15.15	0.70	16.70	0.70
45	18.60	0.65	15.15	0.20	17.55	0.40	14.55	0.30	17.40	0.30	18.00	0.70	15.85	0.30	17.40	0.35
00	19.25	0.80	15.35	0.30	17.95	0.50	14.85	0.40	17.70	0.40	18.70	0.70	16.15	0.35	17.75	0.55
15	20.05	0.70	15.65	0.20	18.45	0.45	15.25	0.35	18.10	0.40	19.40	0.55	16.60	0.35	18.30	0.40
30	20.75	1.05	15.85	0.50	18.90	0.70	15.60	0.65	18.50	0.70	19.95	0.75	16.95	0.65	18.70	0.80
45	21.80	0.95	16.35	0.25	19.60	0.60	16.25	0.50	19.20	0.65	20.70	0.55	17.60	0.50	19.50	0.60
00	22.75	0.80	16.60	0.25	20.20	0.50	16.75	0.45	19.85	0.60	21.25	0.50	18.10	0.45	20.10	0.55
15	23.55	1.25	16.85	0.55	20.70	0.85	17.20	0.80	20.45	0.90	21.75	0.85	18.55	0.80	20.65	0.90
30	24.80	0.90	17.40	0.30	21.55	0.70	18.00	0.50	21.35	0.60	22.60	0.60	19.35	0.50	21.55	0.60
45	25.70	1.60	17.70	0.80	22.25	1.25	18.50	1.10	21.95	1.20	23.20	1.40	19.85	1.20	22.15	1.35
00	27.30	1.10	18.50	0.45	23.50	0.85	19.60	0.70	23.15	0.80	24.60	0.90	21.05	0.65	23.50	0.80
15	28.40		18.95		24.35		20.30		23.95		25.50		21.70		24.30	

2. Versuch.

Der Sublimatgehalt bei Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 80.000, App. 3 = 1 : 90.000, App. 4 = 1 : 100.000, App. 5 = 1 : 200.000, App. 6 = 1 : 300.000, App. 7 = 1 : 400.000, App. 8 = 1 : 500.000, App. 9 = 1 : 700.000.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:	7.	D:	8.	D:	9.	D:
9.10	12.00	0.30	11.55	0.30	12.65	0.30	11.95	0.25	12.05	0.30	12.40	0.40	12.00	0.20	13.10	0.30	11.45	0.25
9.15	12.30	0.20	11.85	0.15	12.95	0.25	12.20	0.30	12.35	0.25	12.80	0.80	12.20	0.25	13.40	0.40	11.70	0.40
9.30	12.50	0.00	12.00	0.65	13.20	0.10	12.50	0.10	12.60	0.15	13.60	0.85	12.45	0.20	13.80	0.20	12.10	0.30
9.45	12.50	0.10	12,05	0.20	13.30	0.10	12.60	0.10	12.75	0.15	14.45	0.60	12.65	0.30	14.00	0.40	12.40	0.40
10.00	12.60	0.30	12.25	0.25	13.40	0.35	12.70	0.15	12.90	0.30	15.05	0.45	12.95	0.35	14.40	0.45	12.80	0.75
10.15	12.90	0.60	12.50	0.30	13.75	0.65	12.85	0.35	13.20	0.60	15.50	0.55	13.30	0.60	14.85	0.75	13.55	1.85
10.30	13.50	1.05	12.80	0.70	14.40	1.05	13.20	0.80	13.80	1.15	16.05	0.90	13.90	1.00	15.60	1.20	15.40	2.00
10.45	14.55	0.60	13.50	0.35	15.45	0.45	14.00	0.35	14.95	0.85	16.95	0.45	14.90	0.55	16.80	0.75	17.40	1.40
11.00	15.15	0.65	13.85	0.25	16.00	0.50	14.35	0.40	15.80	0.90	17.40	0.45	15.45	0.65	17.55	0.85	18.80	1.20
11.15	15.80	0.85	14.10	0.30	16.50	0.50	14.75	0.45	16.70	0.85	17.85	0.55	16.10	0.60	18.40	0.85	20.00	1.80
11.30	16.65	0.75	14.40	0.20	17.00	0.40	15.20	0.50	17.55	0.90	18.40	0.50	16.70	0.65	19.25	0.90	21.80	2.10
11.45	17.40	1.05	14.60	0.50	17.40	0.55	15.70	0.75	18.45	1.10	18.90	0.90	17.35	0.95	20.15	1.25	23.90	1.90
12.00	18.45	0.95	15.10	0.40	17.95	0.45	16.45	0.55	19.55	1.00	19.80	0.70	18.30	0.80	21.40	1.00	25.80	1.25
12.15	19.40	1.15	15.50	0.50	18.40	0.70	17.00	0.65	20.55	1.15	20.50	1.05	19.10	1.00	22.40	1.35	27.05	1.35
12.30	20.55	0.95	16.00	0.45	19.10	0.50	17.65	0.45	21.70	1.00	21.55	0.90	20.10	0.90	23.75	1.05	28.40	0.80
12.45	21.50	0.95	16.45	0.40	19.60	0.55	18.10	0.60	22.70	1.00	22.45	0.90	21.00	0.85	24.80	1.05	29.20	0.65
1.00	22.45	0.95	16.85	0.45	20.15	0.55	18.70	0.60	23 70	1.00	23.35	0.90	21.85	0.95	25.85	1.05	29.85	0.55
1.15	23.40	0.90	17.30	0.45	20.70	0.55	19.30	0.55	24.70	0.90	24.25	0.85	22.70	0.90	26.90	0.95	30.40	0.50
1.30	24.30		17.75		21.25		19.85		25.60		25.10		23.60		27.85		30.90	

3. Versuch.

Der Sublimatgehalt der einzelnen Ansätze betrug für Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 200.000, App. 3 = 1 : 300.000, App. 4 = 1 : 400.000, App. 5 = 1 : 500.000, App. 6 = 1 : 600.000, App. 7 = 1 : 700.000, App. 8 = 1 : 800.000, App. 9 = 1 : 900.000, App. 10 = 1 : 1000.000.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:	7.	D:	8.	D:	9.	D:	10.	D:
8.85	9.50	0.30	11.55	0.50	11.95	0.35	13.00	0.40	10.50	0.35	10.45	0.35	11.60	0.40	11.80	0.40	11.50	0.30	9.70	0.25
9.00	9.80	0.20	12.05	0,25	12.30	0.30	13.40	0.50	10.85	0.35	10.80	0.20	12.00	0.20	12.20	0.40	11.80	0.30	9.95	0.05
9.15	10.00	0.20	12.30	0.20	12.60	0.20	13.90	0.10	11.20	0.20	11.00	0.20	12.20	0.10	12.60	0.20	12.10	0.10	10.00	0.10
9.30	10.20	0.50	12.50	0.60	12.80	0.50	14.00	0.60	11.40	0.50	11.20	0.70	12.30	0.60	12.80	0.60	12.20	0.30	10.10	0.20
9.45	10.70	0.30	13.10	0.10	13.30	0.25	14.60	0.40	11.90	0.30	11.90	0.65	12.90	0.50	13.40	0.40	12.50	0.25	10.30	0.10
10.00	11.00	0.45	13.20	0.30	13.55	0.45	15.00	0.55	12.20	0.50	12.55	0.80	13.40	0.55	13.80	0.45	12.75	0.35	10.40	0.10
10.15	11.45	0.50	13.50	0.40	14.00	0.45	15.55	0.55	12.70	0.50	13.35	0.95	13.95	0.45	14.25	0.55	13.10	0.35	10.50	0.40
10.30	11.95	0.50	13.90	0.45	14.45	0.30	16.10	0.50	13.20	0.60	14.30	0.90	14.40	0.50	14.80	0.50	13.45	0.45	10 90	0.20
10.45	12.45	0.55	14.35	0.65	14.75	0.55	16.60	0.60	13.80	0.80	15.20	0.90	14.90	0.60	15.30	0.70	13.90	0.55	11.10	0.50
11.00	13.00	0.65	15.00	0.55	15.30	0.45	17.20	0.45	14.60	0.70	16.10	0.55	15 50	0.50	16.00	0.60	14.45	0.55	11.60	0.30
11.15	13.65	0.60	15.55	0.65	15.75	0 45	17.65	0.55	15.30	0.70	16.65	0.50	16.00	0.60	16.60	0.75	15.00	0.70	11.90	0.45
11.30	14.25	0.65	16.20	0.70	16.20	0.70	18.20	0.70	16.00	0.85	17.15	0.55	16.60	0.60	17.35	0.85	15.70	0.75	12.35	0.55
11.45	14.90	0.60	16.90	0.80	16.90	0.65	18.90	0.65	16.85	0.65	17.70	0.50	17.20	0.70	18.20	0.80	16.45	0.75	12.90	0.70
12.00	15.50	0.50	17.70	0.75	17.55	0.65	19.55	0.60	17.50	0.60	18.20	0.45	17.90	0.60	19.00	0.75	17.20	0.65	13.60	0.55
12.15	16.00	0.40	18.45	0.70	18.20	0.60	20.15	0.50	18.10	0.55	18.65	0.55	18.50	0.55	19.75	0.65	17.85	0.60	14.15	0.50
12.30	16.40	0.40	19.15	0.75	18.80	0.60	20.65	0.55	18.65	0.55	19.20	0.55	19.05	0.65	20.40	0.70	18.45	0.60	14.65	0.55
12.45	16.80	0.50	19.90	0.80	19.40	0,85	21.20	0.70	19.20	0.75	19.75	0.70	19.70	0.80	21.10	0.90	19.05	0.70	15.20	0.75
1 00	17.30	0.45	20.70	0.80	20.25	0.85	21.90	0.70	19.95	0.65	20.45	0.60	20.50	0.70	22.00	0.80	19.75	0.70	15.95	0.65
1.15	17.75		21.50		21.10		22.60		20.60		21.05		21.20		22.80		20.45		16.60	

das Verhältniss ein, dass die Hefe übernormal arbeitet, und bei noch weiter getriebener Herabsetzung der Sublimatconcentration kommt endlich der vorige Zustand des Gleichgewichts wieder zum Ausdruck. So auffallend diese Thatsache auch ist, so muss ich doch bekennen, dass eine ausreichende Erklärung dafür mir vor der Hand noch nicht zu Gebote steht. Ferner zeigt in der ersten Curvenreihe die Verdünnung 1 : 500.000 nach einer, die Norm weit überschreitenden Steigerung, die schon in der ersten Stunde eintritt und nicht auf Temperatureinflüsse zurückgeführt werden kann, eine mässige Abnahme der Hefethätigkeit in der zweiten Stunde. Das Maximum der Curve fällt aber wieder in dieselbe Zeit wie das Maximum der Normalen. Im weiteren Verlauf scheint eine Gewöhnung der Hefe an das Sublimat eingetreten zu sein, die Curve verläuft der Normalen nahezu parallel. Dass aber nach besonders intensiver Einwirkung des Giftes, wie sie uns in der Verdünnung 1 : 700.000 in der zweiten Curvenreihe entgegentritt, eine ausgesprochene Ermüdung der Hefe zu Stande kommen kann, ergiebt die Betrachtung der letzten Theile der Curve im Vergleich mit der zur selben Reihe gehörenden Normalen. Gerade für diesen Versuch ist es als ein bedauerliches Missgeschick anzusehen, dass der Apparat, der das Sublimat in der Concentration von 1 : 600.000 enthielt, gleich zu Beginn der Beobachtung untauglich wurde. Um dem möglichen Einwand zu begegnen, als seien die einzelnen Apparate immer in der nämlichen Reihenfolge benutzt, was zu etwaigen Fehlern vielleicht hätte Veranlassung geben können, bemerke ich hier noch, dass bei jedem Versuch die dem vorhergehenden entsprechenden Ansätze in anderen Apparaten sich befanden. Die hier mitgetheilten Nummern der einzelnen Ansätze sind nur der bequemeren Uebersicht wegen gewählt worden.

Das Endergebniss der Versuche mit Sublimat ist dieses: Sublimat ist im Stande, bei genügend weitgetriebener Verdünnung die Thätigkeit der Hefe auf kürzere oder längere Zeit bedeutend über die Norm zu steigern.

b) Jod.

Was über die protoplasmafeindliche Eigenschaft des Sublimats oben gesagt wurde, gilt im gleichen Grade für das Jod. Ich habe dasselbe meist als solches, einmal auch als Jodkalium benutzt.

Die für die Ansätze nothwendige verdünnte Jodlösung wurde dargestellt durch Lösen von 0,1 Jod in 50,0 absolutem Alkohol und Zusatz von gleichviel destillirtem Wasser, sie war völlig klar.

1. Versuch.

Der Jodgehalt der einzelnen Ansätze war in Apparat 1 = 0, in App. 2 = 1:200.000, App. 3 = 1:300.000, App. 4 — 1:400.000, App. 5 = 1:600.000. Der mit der Concentration 1:500.000 versehene Apparat wurde bald nach Beginn der Versuche undicht. Die Ablesung konnte um $10^h 15^m$ beginnen.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:
10.15	15.50		14.00		14.90		14.75		14.40	
10.30	15.80	0.30	14.40	0.40	15.20	0 30	15.00	0.25	14.60	0.20
10.45	16.50	0.70	15.10	0.70	15.85	0.65	15.70	0.70	15.90	1.30
11.00	17.10	0.60	15.80	0.70	16.40	0.55	16.30	0.60	17.25	1.35
11.15	17.80	0.70	16.65	0.85	17.15	0.75	17.10	0.80	18.95	1.70
11.30	18.40	0.60	17.35	0.70	17.85	0.70	17.85	0.75	20.50	1.65
11.45	19.00	0.60	18.15	0.80	18.50	0.65	18.60	0.75	22.20	0.70
12.00	19.65	0.65	19.10	0.95	19.20	0.70	19.40	0.80	24.10	1.90
12.15	20.40	0.75	20.10	1.00	20.05	0.85	20.30	0.90	26.40	2.30
12.30	21.05	0.65	20.95	0.85	20.75	0.70	21.10	0.80	28.40	2.00
12.45	21.75	0.70	21.85	0.90	21.40	0.65	21.95	0.85	30.10	1.70
1.00	22.60	0.85	22.90	1.05	22.30	0.90	22.90	0.95	31.95	1.85

Wie die Zahlentabelle und die Curven auf Tafel V ergeben, lag in diesem Versuche das Optimum der Jodwirkung bei einer Verdünnung von 1 : 600.000. Der Höhepunkt der Hefearbeit wurde erreicht zu Ende der zweiten Stunde. Auch hier trat bei der wirksamen Verdünnung ein deutliches Nachlassen der Hefearbeit ein, nachdem das Maximum erreicht war. Die Curve der reinen Hefegährung sowie die drei folgenden zeigen auch in der dritten Stunde ansteigende Richtung. Und wie beim Sublimat haben wir auch bei diesen Versuchen zunächst das Gleichgewichtsstadium, während dessen das Jod scheinbar gar nicht wirkt.

2. Versuch.

Es ist dieses der einzige Versuch, der mit einer grösseren Hefemenge, 5 ccm, angestellt wurde. Diese Anordnung erwies sich indess als wenig zweckmässig, weil die Gährung dabei so stürmisch verlaufen kann, dass, wie es bei diesem Versuche geschah, die Apparate zerplatzen. Ein Blick auf die folgenden Werthe D zeigt, wie schnell die Gährung sich vollzog, die den Apparaten gefahrdrohende Kohlensäurespannung machte auch die Abkürzung des ganzen Versuches nothwendig.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:	7.	D:	8.	D:
12.15	16.00	1.25	37.40	0.90	17.40	1.60	16.90	0.50	16.40	0.25	16.70	1.30	16.80	0.20	33.20	0.10
12.30	17.25	0.35	38.30	1.60	19.00	2.20	17.40	1.50	16.65	1.05	18.00	1.90	17.00	1.40	33.30	1.10
12.45	17.60	1.90	39.90	2.20	21.20	2.90	18.90	2.00	17.70	1.50	19.90	2.70	18.40	1.50	34.40	1.50
1.00	19.50	2.70	42.10	3.00	24.10	3.20	20.90	2.50	19.20	2.30	22.60	2.90	19.90	2.30	35.90	[illegible]
1.15	22.20	4.20	45.10	4.40	27.30	4.70	23.40	4.20	21.50	4.40	25.50	4.50	22.20	4.00	38.10	[illegible]
1.30	26.40	5.20	49.50	5.00	32.00	5.20	27.60	5.70	25.90	5.20	30.00	5.10	26.20	4.60	41.90	[illegible]
1.45	31.60	4.40	54.50	4.00	37.20	4.20	33.30	4.60	31.10	4.80	35.10	4.40	30.80	3.90	46.90	[illegible]
2.00	36.00	4.70	58.50	4.60	41.40	4.40	37.90	4.80	35.90	5.40	39.50	4.40	34.70	4.20	51.20	[illegible]
2.15	40.70	4.60	63.10	4.10	45.80	5.00	42.70	5.20	41.30	5.60	43.90	4.10	38.90	4.30	55.70	[illegible]
2.30	45.30		67.20		50.80		47.90		46.90		48.00		43.20		60.50	

Der Jodgehalt der einzelnen Ansätze war bei Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 100.000, App. 3 = 1 : 200.000, App. 4 = 1 : 300.000, App. 5 = 1 : 400.000, App. 6 = 1 : 500.000, App. 7 = 1 : 700.000, App. 8 = 1 : 800.000.

Die Vermehrung der Hefearbeit durch das Jod kommt am besten zum Ausdruck in Apparat 5, wenn man die Zahlen von 1h 45m ab mit denen des Apparates 1 vergleicht.

3. Versuch.

Dieser Versuch wurde statt mit reinem Jod mit Jodkalium angestellt. Da wir im Jodkalium für medizinische Zwecke nur das Jod benutzen und sich seine Wirkung auf den thierischen Organismus lediglich durch das Abspalten von Jod erklärt, so liess sich auch für die Hefe eine Beeinflussung durch das von ihr aus der Kaliumverbindung gelöste Jod erwarten. Binz[1]) hat im Jahre 1875 auf die Eigenschaft lebenden Protoplasma's hingewiesen, aus Jodkalium bei Anwesenheit von Kohlensäure freies Jod abspalten zu können. Ich theile die von Binz für diesen Vorgang aufgestellte Formel hier mit:

$$KJ + H_2O + CO_2 = KHCO_3 + HJ$$
$$2HJ + O = H_2O + J_2.$$

Da eine Lösung von Jodkalium weniger Jod enthält als eine entsprechend starke des freien Halogens, so mussten die Ansätze mit stärkeren Concentrationen gemacht werden. Es betrug demgemäss der Gehalt an Jodkalium bei Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 90.000, App. 3 = 1 : 100.000, App. 4 = 1 : 300.000, App. 5 = 1 : 400.000, App. 6 = 1 : 500.000.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:
9.00	12.10	0.00	13.40	0.30	11.40	0.90	13.40	0.50	11.50	0.20	12.30	0.40
9.15	12.10	0.00	13.70	0.10	12.30	0.60	13.90	0.40	11.70	0.20	12.70	0.40
9.30	12.10	0.05	13.80	0.10	12.90	0.20	14.30	0.35	11.90	0.15	13.10	0.30
9.45	12.15	0.05	13.90	0.10	13.10	0.30	14.65	0.35	12.05	0.25	13.40	0.45
10.00	12.20	0.10	14.00	0.20	13.40	0.20	15.00	0.45	12.30	0.20	13.85	0.35
10.15	12.30	0.20	14.20	0.20	13.60	0.20	15.45	0.45	12.50	0.25	14.20	0.45
10.30	12.50	0.10	14.40	0.20	13.80	0.35	15.90	0.40	12.75	0.25	14.65	0.45
10.45	12.60	0.20	14.60	0.30	14.15	0.35	16.30	0.50	13.00	0.30	15.10	0.50
11.00	12.80	0.70	14.90	0.85	14.50	0.90	16.80	1.00	13.30	0.75	15.60	0.90
11.15	13.50	0.40	15.75	0.25	15.40	0.45	17.80	0.55	14.05	0.45	16.50	0.70
11.30	13.90	0.50	16.00	0.45	15.85	0.55	18.35	0.65	14.50	0.45	17.20	0.70
11.45	14.40	0.35	16.45	0.45	16.40	0.50	19.00	0.60	14.95	0.45	17.90	0.60
12.00	14.75	0.55	16.90	0.55	16.90	0.75	19.60	0.90	15.40	0.60	18.50	0.85
12.15	15.30	0.45	17.45	0.45	17.65	0.55	20.50	0.60	16.00	0.60	19.35	0.70
12.30	15.75	0.30	17.90	0.35	18.20	0.40	21.10	0.60	16.60	0.50	20.05	0.60
12.45	16.05	0.45	18.25	0.45	18.60	0.50	21.70	0.70	17.10	0.50	20.65	0.65
1.00	16.50		18.70		19.10		22.40		17.60		21.30	

1) Virchow's Archiv 1875, Bd. 62 S. 124.

Für das Endergebniss dieser Beobachtung ist zunächst von Interesse, dass in allen Fällen, wo die Jodverbindung wirkte, gleich von vornherein die Gährung kräftiger einsetzte. Das Maximum in dieser Hinsicht wurde erreicht bei der Verdünnung 1 : 100.000. Ich will die Möglichkeit nicht in Abrede stellen, dass die gleichzeitige Anwendung des Kaliums mit von Einfluss gewesen sei. Hält man sich indess die procentische Zusammensetzung des Jodkaliummolecüls vor, in dem auf 76.5 Theile Jod nur 23.5 Theile Kalium kommen, so wird die Wahrscheinlichkeit, dass das Jod die Hauptsache geleistet habe, jedenfalls nicht verringert. Dass in diesem Versuch die Gewöhnung der Hefe an das Gift nach Verlauf von 2 Stunden zu Stande gekommen war, zeigt die zweite Curvenreihe auf Tafel V.

c) Brom.

Das Brom verhält sich dem Protoplasma gegenüber in vielen Stücken dem Jod analog. Es liess sich also von vornherein erwarten, dass auch das Brom, in genügender Verdünnung, charakteristische Veränderungen in der Thätigkeit der Hefe hervorrufen werde.

1. Versuch.

Die für die Ansätze nöthige Bromlösung wurde in der Art dargestellt, dass zunächst 1 ccm Brom in einem verschliessbaren Cylinder mit 100 ccm destillirtem Wasser längere Zeit kräftig durchgeschüttelt wurde. Dann wurde von dieser Lösuug 1 ccm in gleicher Weise nochmals mit 100 ccm destillirtem Wasser versetzt. Auch diese Lösung wurde in festverschlossener Flasche im Dunkeln und an einem kühlen Ort aufbewahrt.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:
8.45	12.30	0.90	13.60	0.70	12.70	0.70	14.70	0.60	12.50	0.70	12.80	0.70
9.00	13.20	0.30	14.30	0.30	13.40	0.00	15.30	0.00	13.20	0.00	13.50	0.10
9.15	13.50	0.80	14.60	1.00	13.40	0.70	15.30	0.70	13.20	0.80	13.60	0.90
9.30	14.30	0.30	15.60	0.40	14.10	0.30	16.00	0.20	14.00	0.10	14.50	0.30
9.45	14.60	0.10	16.00	0.30	14.40	0.20	16.20	0.40	14.10	0.10	14.80	0.30
10.00	14.70	0.20	16.30	0.40	14.60	0.20	16.60	0.30	14.20	0.30	15.10	0.30
10.15	14.90	0.20	16.70	0.50	14.80	0.20	16.90	0.30	14.50	0.20	15.40	0.30
10.30	15.10	0.20	17.20	0.40	15.00	0.30	17.20	0.30	14.70	0.30	15.70	0.30
10.45	15.30	0.10	17.60	0.40	15.30	0.20	17.50	0.40	15.00	0.20	16.00	0.20
11.00	15.40	0.25	18.00	0.50	15.50	0.30	17.90	0.40	15.20	0.25	16.20	0.30
11.15	15.65	0.25	18.50	0.50	15.80	0.30	18.30	0.40	15.45	0.40	16.50	0.40
11.30	15.90	0.70	19.00	1.10	16.10	0.90	18.70	1.20	15.85	1.05	16.90	1.10
11.45	16.60	0.60	20.10	1.10	17.00	0.60	19.90	0.80	16.90	0.70	18.00	0.70
12.00	17.20	0.40	21.20	0.80	17.60	0.50	20.70	0.60	17.60	0.50	18.70	0.50
12.15	17.60	0.40	22.00	0.90	18.10	0.50	21.30	0.60	18.10	0.50	19.20	0.60
12.30	18.00	0.40	22.90	0.90	18.60	0.40	21.90	0.60	18.60	0.60	19.80	0.50
12.45	18.40	0.40	23.80	0.80	19.00	0.50	22.50	0.60	19.20	0.40	20.30	0.60
1.00	18.80	0.40	24.60	1.00	19.50	0.50	23.10	0.60	19.60	0.55	20.90	0.50
1.15	19.20		25.60		20.00		23.70		20.15		21.40	

Der Bromgehalt der Ansätze in diesem Versuch betrug für Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 100.000, App. 3 = 1 : 200.000, App. 4 = 1 : 300.000, App. 5 = 1 : 400.000, App. 6 = 1 : 500.000.

Wie die Zahlen und die Curven auf Tafel VI ausweisen, bedingte das Brom eine zwar nicht sehr erhebliche aber doch deutliche Steigerung der Hefearbeit in der Art, dass das zu Ende der dritten Stunde eintretende Maximum zumal bei der Verdünnung von 1 : 300.000 wesentlich höher zu liegen kam. Bei der normalen Gährung bleibt es hinter den Maxima der ersten Stunde deutlich zurück, bei dem mit Brom versehenen Ansatz ist das Gegentheil der Fall. Für die vierte Stunde ergiebt sich gleichfalls eine Differenz zwischen Apparat 1 und 2 zu Gunsten des letzteren.

2. Versuch.

In diesem Versuch betrug der Bromgehalt für Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 100.000, App. 3 = 1 : 200.000, App. 4 = 1 : 300.000, App. 5 = 1 : 400.000, App. 6 = 1 : 500.000.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:
8.15	15.20	0.00	15.80	0.20	15.10	0.10	16.80	0.00	14.80	0.00	15.00	0.00
8.30	15.20	0.20	16.00	0.20	15.20	0.10	16.80	0.00	14.80	0.30	15.00	0.10
8.45	15.40	0.30	16.20	0.10	15.30	0.10	16.80	0.20	15.10	0.40	15.10	0.20
9.00	15.70	0.20	16.30	0.20	15.40	0.10	17.00	0.20	15.50	0.30	15.30	0.20
9.15	15.90	0.90	16.50	1.00	15.50	0.70	17.20	0.90	15.80	1.10	15.50	1.10
9.30	16.80	0.40	17.50	0.30	16.20	0.20	18.10	0.30	16.90	0.40	16.60	0.50
9.45	17.20	0.40	17.80	0.40	16.40	0.20	18.40	0.50	17.30	0.60	17.10	0.60
10.00	17.60	0.40	18.20	0.50	16.60	0.25	18.90	0.50	17.90	0.60	17.70	0.65
10.15	18.00	0.40	18.70	0.55	16.85	0.35	19.40	0.70	18.50	0.70	18.35	0.70
10.30	18.40	0.40	19.25	0.45	17.20	0.30	20.10	0.60	19.20	0.70	19.05	0.65
10.45	18.80	0.30	19.70	0.50	17.50	0.30	20.70	0.60	19.90	0.60	19.70	0.50
11.00	19.10	0.30	20.20	0.50	17.80	0.30	21.30	0.60	20.50	0.60	20.20	0.60
11.15	19.40	0.40	20.70	0.40	18.10	0.35	21.90	0.55	21.10	0.65	20.80	0.45
11.30	19.80	0.30	21.10	0.50	18.45	0.30	22.45	0.55	21.75	0.65	21.25	0.45
11.45	20.10	0.40	21.60	0.45	18.75	0.35	23.00	0.50	22.40	0.70	21.70	0.50
12.00	20.50	0.40	22.05	0.45	19.10	0.30	23.50	0.50	23.10	0.70	22.20	0.40
12.15	20.90	0.35	22.50	0.50	19.40	0.30	24.00	0.55	23.80	0.65	22.60	0.45
12.30	21.25		23.00		19.70		24.55		24.45		23.05	

Während bei der normalen Gährung die Curve der Zahlen *D* in der zweiten Stunde in gerader Linie verläuft, steigt sie bei allen anderen Ansätzen, zumal bei 1 : 300.000 und 1 : 400.000 deutlich an. Bei dem letztgenannten Ansatz bleibt sie dann dauernd hoch, während die übrigen Curven der Normalen wieder mehr oder weniger ähnlich werden.

Brom wirkt demnach ebenfalls in genügender Verdünnung anregend auf die Hefethätigkeit ein.

d) Arsenige Säure.

Ueber das Verhalten der Hefe bei gleichzeitiger Anwesenheit von arseniger Säure hat Johannsohn[1]) im Jahre 1874

1. Versuch.

Der Arsengehalt der einzelnen Ansätze betrug für Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 7000, App. 3 = 1 : 8000, App. 4 = 1 : 9000, App. 5 = 1 : 10.000, App. 6 = 1 : 20.000, App. 7 = 1 : 30.000, App. 8 = 1 : 40.000, App. 9 = 1 : 50.000. — Die Ablesungen blieben zunächst von 8h 15m ab konstant bis 8h 45m.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:	7.	D:	8.	D:	9.	D:
8.45	14.70		15.30		13.70		33.40		15.80		13.70		13.30		14.50		32.50	
9.00	15.10	0.40	15.40	0.10	13.90	0.20	33.60	0.20	16.00	0.20	14.00	0.30	13.40	0.10	14.90	0.40	32.90	0.40
9.15	15.40	0.30	15.60	1.20	14.20	0.30	33.90	0.30	16.20	0.20	14.20	0.20	13.60	0.20	15.20	0.30	33.20	0.30
9.30	16.00	0.60	15.90	0.30	14.40	0.20	34.10	0.20	16.50	0.30	14.70	0.50	14.00	0.40	15.80	0.60	33.60	0.40
9.45	16.30	0.30	15.90	0.00	14.50	0.10	34.20	0.10	16.60	0.10	14.80	0.10	14.10	0.10	16.10	0.30	33.80	0.20
10.00	16.90	0.60	16.00	0.10	14.70	0.20	34.30	0.10	16.80	0.20	15.20	0.40	14.50	0.40	16.80	0.70	34.20	0.40
10.15	17.40	0.50	16.10	0.10	14.80	0.10	34.30	0.00	16.90	0.10	15.50	0.30	14.90	0.40	17.40	0.60	34.60	0.40
10.30	17.90	0.50	16.20	0.10	15.20	0.40	34.50	0.20	17.30	0.40	15.90	0.40	15.40	0.50	18.10	0.70	35.10	0.50
10.45	18.40	0.50	16.40	0.20	15.50	0.30	34.80	0.30	17.60	0.30	16.20	0.30	15.90	0.50	19.00	0.90	35.60	0.50
11.00	18.80	0.40	16.60	0.20	15.90	0.40	34.90	0.10	17.90	0.30	16.70	0.50	16.40	0.50	19.90	0.90	36.20	0.60
11.15	19.30	0.50	16.80	0.20	16.30	0.40	35.20	0.30	18.30	0.40	17.20	0.50	17.10	0.70	20.90	1.00	36.80	0.60
11.30	19.60	0.30	17.10	0.30	16.80	0.50	35.50	0.30	18.80	0.50	17.90	0.70	17.80	0.70	22.00	1.10	37.40	0.60
11.45	20.00	0.40	17.40	0.30	17.25	0.45	35.80	0.30	19.30	0.50	18.45	0.55	18.70	0.90	23.10	1.10	38.20	0.80
12.00	20.20	0.20	17.65	0.25	17.80	0.55	36.20	0.40	19.90	0.60	19.00	0.55	19.50	0.80	24.20	1.10	38.90	0.70
12.15	20.50	0.30	18.00	0.35	18.30	0.50	36.50	0.30	20.45	0.55	19.70	0.70	20.30	0.80	25.40	1.20	39.60	0.70
12.30	20.90	0.40	18.40	0.40	18.90	0.60	36.80	0.30	21.10	0.65	20.30	0.60	21.20	0.90	26.60	1.20	40.40	0.80
12.45	21.20	0.30	18.70	0.30	19.40	0.50	37.10	0.30	21.70	0.60	20.90	0.60	22.05	0.85	27.90	1.30	41.15	0.75
1.00	21.60	0.40	19.10	0.40	20.10	0.70	37.50	0.40	22.30	0.60	21.50	0.60	22.80	0.75	29.10	1.20	41.80	0.65

1) Archiv f. exper. Pathologie u. Pharmakologie 1874, Bd. 2 S. 99.

ausführliche Beobachtungen mitgetheilt. Er fand, dass die Fortpflanzung und Neubildung der Hefezellen, wenn die Nährflüssigkeit bis 0,5 gr arseniger Säure enthält, noch in beschränkter Weise sich vollziehen kann, dass dagegen Mengen von 0,8—1,0 sie völlig unmöglich machen. Doch wird man zugeben, dass sich aus den angeführten Zahlen immerhin auf eine nicht geringe Widerstandskraft der Hefe gegenüber dem Arsenik schliessen lässt. Ich habe daher von vornherein für meine Versuche stärkere Concentrationen gewählt als bei allen vorhergehenden. Ausgegangen wurde von einer 0,1% Lösung arseniger Säure in destillirtem Wasser.

Die aus diesem Versuch resultirenden Curven zeigt Tafel VI. Schon eine flüchtige Betrachtung derselben ergiebt mit aller Deutlichkeit, wie die arsenige Säure mit zunehmender Verdünnung die Curvenlinien mehr und mehr ansteigen lässt. Das Maximum der Arsenwirkung sehen wir bei 1 : 40.000 eintreten, die dann folgende Concentration von 1 : 50.000 zeigt zwar auch noch einen Effect, doch ist derselbe viel weniger stark als dort, mehr den vorhergehenden Curven ähnlich.

2. Versuch.

Der Arsengehalt der einzelnen Ansätze betrug für Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 10.000, App. 3 = 1 : 20.000, App. 4 = 1 : 30.000, App. 5 = 1 : 40.000, App. 6 = 1 : 50.000, App. 7 = 1 : 60.000.

Von 8^h bis 8^h30^m blieben die Quecksilbersäulen auf gleichem Stand, von da ab stiegen sie an.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:	7.	D:
8.30	14.80	0.60	35.20	0.70	18.00	0.80	13.80	0.70	15.70	0.90	14.70	0.80	13.40	[illegible]
8.45	15.40	0.20	35.90	0.20	18.80	0.30	14.50	0.30	16.60	0.70	15.50	0.20	14.10	[illegible]
9.00	15.60	0.30	36.10	0.20	19.10	0.50	14.80	0.30	17.30	0.80	15.70	0.50	14.40	[illegible]
9.15	15.90	0.30	36.30	0.20	19.60	0.40	15.10	0.40	18.10	0.70	16.20	0.40	14.80	[illegible]
9.30	16.20	0.40	36.50	0.30	20.00	0.70	15.50	0.50	18.80	1.00	16.60	0.60	15.10	[illegible]
9.45	16.60	0.30	36.80	0.20	20.70	0.50	16.00	0.30	19.80	0.60	17.20	0.40	15.40	[illegible]
10.00	16.90	0.50	37.00	0.30	21.20	0.80	16.30	0.60	20.40	1.00	17.60	0.60	15.80	[illegible]
10.15	17.40	0.60	37.30	0.40	22.00	0.80	16.90	0.50	21.40	0.90	18.20	0.50	16.30	[illegible]
10.30	18.00	0.70	37.70	0.50	22.80	0.80	17.40	0.60	22.30	1.00	18.70	0.60	16.80	[illegible]
10.45	18.70	0.70	38.20	0.40	23.60	0.80	18.00	0.50	23.30	0.90	19.30	0.60	17.40	[illegible]
11.00	19.40	0.70	38.60	0.50	24.40	0.75	18.50	0.60	24.20	0.90	19.90	0.70	17.90	[illegible]
11.15	20.10	0.70	39.10	0.30	25.15	0.85	19.10	0.60	25.10	1.00	20.60	0.70	18.50	[illegible]
11.30	20.80	0.70	39.40	0.60	26.00	0.90	19.70	0.60	26.10	1.00	21.30	0.70	19.10	[illegible]
11.45	21.50	0.65	40.00	0.50	26.90	0.85	20.30	0.60	27.10	0.90	22.00	0.70	19.70	[illegible]
12.00	22.15	0.75	40.50	0.50	27.75	0.85	20.90	0.70	28.00	1.00	22.70	0.70	20.40	[illegible]
12.15	22.90	0.60	41.00	0.60	28.60	0.80	21.60	0.60	29.00	1.10	23.40	0.70	21.00	[illegible]
12.30	23.50	0.60	41.60	0.40	29.40	0.80	22.20	0.50	30.10	0.80	24.10	0.60	21.70	[illegible]
12.45	24.10	0.70	42.00	0.60	30.20	0.80	22.70	0.50	30.90	1.00	24.70	0.70	22.40	0.70
1.00	24.80		42.60		31.00		23.20		31.90		25.40		23.10	

Auch aus diesen Zahlen ergiebt sich, dass bei 1 : 40.000 ein Optimum für die Arsenwirkung besteht. Es zeigt sich in der zweiten Stunde, wo die Curve der Werthe D bei der Normalen (App. 1) nur langsam ansteigt und erst zu Ende der zweiten Stunde ihr Maximum erreicht, während bei Ansatz 5 gleich ein Maximum eintritt und sich in demselben Zeitabschnitt nochmals wiederholt.

Ergebniss: Arsenige Säure ist bei genügender Verdünnung im Stande, die Hefegährung vortheilhaft zu beeinflussen.

e) Chromsäure.

Für die Versuche mit Chromsäure wurde ausgegangen von einer 1 % Lösung, berechnet auf CrO_3. Die stark oxydirende und dadurch antiseptisch und antifermentativ wirkende Eigenschaft der Chromsäure hat sie in den letzten Jahren auch in der inneren Therapie berücksichtigt werden lassen. Da vorauszusehen war, dass die Chromsäure in Berührung mit Hefe sehr schnell reducirt werden würde, so musste sie, wie auch die arsenige Säure, in stärkerer Concentration angewandt werden. Untersucht wurden Ansätze von 1 : 3000 bis 1 : 20.000.

1. Versuch.

Der Chromsäuregehalt der einzelnen Ansätze betrug für App. 1 = 0, App. 2 = 1 : 7000, App. 3 = 1 : 8000, App. 4 = 1 : 9000, App. 5 = 1 : 10.000, App. 6 = 1 : 20.000.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:
2.15	17.80	0.50	12.40	0.60	19.00	1.20	16.00	0.50	14.00	0.70	37.30	0.50
2.30	18.30	0.20	13.00	1.20	20.20	0.30	16.50	0.50	14.70	0.30	37.80	0.20
2.45	18.50	0.50	14.20	0.40	20.50	0.40	17.00	1.70	15.00	0.60	38.00	0.30
3.00	19.00	0.90	14.60	0.20	20.90	0.40	18.70	0.60	15.60	0.70	38.30	0.60
3.15	19.90	1.10	14.80	0.60	21.30	0.60	19.30	0.70	16.30	1.00	38.90	0.80
3.30	21.00	1.00	15.40	0.50	21.90	0.60	20.00	0.70	17.30	1.00	39.70	0.90
3.45	22.00	1.20	15.90	0.50	22.50	0.60	20.70	0.70	18.30	1.00	40.60	0.80
4.00	23.20	1.20	16.40	0.60	23.10	0.80	21.40	0.80	19.30	1.10	41.40	1.10
4.15	24.40	1.20	17.00	0.60	23.90	1.00	22.20	0 70	20.40	1.20	42.50	1.00
4.30	25.60	1.50	17.60	0.90	24.90	1.20	22.90	1.20	21.60	1.50	43.50	1.20
4.45	27.10	1.60	18.50	0.70	26.10	1.30	24.10	0.90	23.10	1.50	44.70	1.30
5.00	28.70	1.50	19.20	0.80	27.40	1.50	25.00	1.40	24.60	1.70	46.00	1.40
5.13	30.20	1.60	20.00	0.90	28.90	1.10	26.40	1.10	26.30	1.60	47.40	1.10
5.13	31.80		20.90		30.00		27.50		27.90		48.50	

Das Auffallende in diesem Versuch ist das jähe Ansteigen der Werthe D in Apparat 2, 3 und 4 innerhalb der ersten Stunde. Im weiteren Verlauf der Beobachtung ergeben sich Zahlen, die

graphisch dargestellt keine hervorragende Abweichung von der Norm erkennen lassen. Man kann daraus schliessen, dass die Wirkung der Chromsäure eine nur vorübergehende gewesen ist. Charakteristisch ist auch das Abfallen der Zahlen bei den genannten drei Ansätzen nach der starken Steigerung. Noch deutlicher treten diese Erscheinungen zu Tage bei dem

2. Versuch.

Der Chromsäuregehalt der einzelnen Ansätze betrug für Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 3000, App. 3 = 1 : 5000, App. 4 = 1 : 6000, App. 5 = 1 : 7000, App. 6 = 1 : 8000.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:
9.00	16.20	0.50	25.90	2.00	15.40	3.10	15.90	2.40	14.70	1.00	37.90	0.70
9.15	16.70	0.90	27.90	0.20	18.50	0.60	18.30	0.20	15.70	0.50	38.60	0.50
9.30	17.60	1.10	28.10	0.80	19.10	0.80	18.50	0.60	16.20	0.80	39.10	0.80
9.45	18.70	1.40	28.90	0.50	19.90	0.70	19.10	0.90	17.00	0.70	39.90	0.90
10.00	20.10	1.20	29.40	0.60	20.60	0.90	20.00	1.00	17.70	1.00	40.80	1.10
10.15	21.30	1.50	30.00	0.70	21.50	0.90	21.00	1.20	18.70	1.20	41.90	1.30
10.30	22.80	1.50	30.70	0.90	22.40	1.10	22.20	1.40	19.90	1.30	43.20	1.40
10.45	24.30	1.40	31.60	0.80	23.50	1.00	23.60	1.30	21.20	1.20	44.60	1.40
11.00	25.70	1.30	32.40	0.90	24.50	1.10	24.90	1.30	22.40	1.30	46.00	1.70
11.15	27.00	1.50	33.30	1.10	25.60	1.20	26.20	1.50	23.70	1.40	47.70	1.70
11.30	28.50	1.20	34.40	1.70	26.80	1.10	27.70	1.10	25.10	1.20	49.40	1.60
11.45	29.70	1.20	35.10	1.00	27.90	1.10	28.80	1.10	26.30	1.30	51.00	1.50
12.00	30.90		36.10		29.00		29.90		27.60		52.50	

Die aus diesem Versuch resultirenden Curven (Taf. VII) sind für sich schon völlig geeignet, den Nachweis zu liefern, dass die Wirkung der Chromsäure bei den von uns gewählten Concentrationen eine ebenso intensive, wie auf der anderen Seite nur kurz dauernde ist. Wie die normale Gährungscurve zeigt, hatte die für diesen Versuch verwandte Hefe die Tendenz, schnell und energisch zu gähren. Die Werthe D steigen von Anfang an und bleiben weiterhin gleichfalls hoch. Die Anfangssteigerung wird nun durch die Chromsäure ganz bedeutend vermehrt und die drei, der Normalen folgenden Curven zeigen das sehr schön, ebenso auch die Abhängigkeit der Steigerung von der gewählten Concentration der Säure. Sehr charakteristisch ist auch der jähe Abfall, der dem Maximum in der ersten Stunde folgt, er macht den Eindruck, als müsse sich die Hefe erst wieder einigermaassen von dem Reiz erholen, der ihre Thätigkeit in so ausgesprochener Weise vermehrte. Die letzte Curve lässt sich in doppelter Art erklären. Entweder: die Chromsäure wirkte bei der Concentration 1 : 8000 nicht mehr

ein oder: die Wirkung kam erst von der zweiten Stunde ab zum Ausdruck, insofern als wir von da ab ein fast constantes Steigen gegenüber der Normalen zu verzeichnen haben. Ich möchte mich für die zweite Auffassung entscheiden, ohne sie jedoch als zwingend hinstellen zu wollen und das Endergebniss dahin formuliren: **Chromsäure steigert bei genügender Verdünnung die Anfangsarbeit der Hefe sehr energisch.**

f) Salicylsäure.

Zu den Versuchen mit Salicylsäure verwandte ich eine wässerige Lösung ihrer Natriumverbindung. Es stellte sich nämlich heraus, dass ich von einer 1% Lösung ausgehen musste, die so ohne Weiteres mit der reinen Säure sich nicht darstellen liess. Die Anwendung des, an und für sich unwirksamen, Natronsalzes war dadurch berechtigt, dass es, wie Binz[1]) zuerst nachgewiesen hat, schon bei einiger Kohlensäurespannung mit Leichtigkeit gespalten wird und die freie Säure mit ihrer ganzen Kraft wirken lässt.

1. Versuch.

Der Gehalt an Natriumsalicylat betrug für Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 1000, App. 3 = 1 : 2000, App. 4 = : 3000, App. 5 = 1 : 5000.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:
8.00	16.10	0.10	15.80	0.50	15.80	0.20	16.10	0.20	14.60	0.20
8.15	16.20	0.30	16.30	0.70	16.00	0.50	16.30	0.30	14.80	0.50
8.30	16.50	0.20	17.00	0.20	16.50	0.80	16.60	0.40	15.30	0.40
8.45	16.70	0.30	17.20	0.30	17.30	1.10	17.00	0.40	15.70	0.40
9.00	17.00	0.90	17.50	0.70	18.40	1.50	17.40	0.90	16.10	1.00
9.15	17.90	0.40	18.20	0.30	19.90	0.60	18.30	0.40	17.10	0.40
9.30	18.30	0.40	18.50	0.30	20.50	0.40	18.70	0.40	17.50	0.40
9.45	18.70	0.70	18.80	0.60	20.90	0.50	19.10	0.60	17.90	0.60
10.00	19.40	0.60	19.40	0.40	21.40	0.40	19.70	0.60	18.50	0.50
10.15	20.00	0.55	19.80	0.40	21.80	0.45	20.30	0.50	19.00	0.50
10.30	20.55	0.65	20 20	0.50	22.25	0.55	20.80	0.70	19.50	0.60
10.45	21.20	0.60	20.70	0.45	22.80	0.40	21.50	0.50	20.10	0.60
11.00	21.80	0.20	21.15	0.55	23.20	0.30	22.00	0.70	20.70	0.50
11.15	22.00	0.95	21.70	0.35	23.50	0.50	22.70	0.60	21.20	0.60
11.30	22.95	0.75	22.05	0.60	24.00	0.50	23.30	0.75	21.80	0.70
11.45	23.70	0.50	22.65	0.45	24.50	0.35	24.05	0.65	22.50	0.60
12.00	24.20	0.80	23.10	0.60	24.85	0.55	24.70	0.80	23.10	0.80
12.15	25.00	0.70	23.70	0.60	25.40	0.50	25.50	0.80	23.90	0.80
12.30	25.70		24.30		25.90		26.30		24.70	

Während in diesem Versuche eigentlich nur bei dem Ansatz 3 eine, allerdings sehr deutliche Vermehrung der Anfangsthätigkeit

1) Archiv f. exper. Pathologie u. Pharmakologie, Bd. X S. 147.

der Hefe auftritt, zeigt der folgende Versuch ausserdem noch eine, längere Zeit hindurch währende, Steigerung der Hefearbeit.

2. Versuch.

Der Gehalt an Natriumsalicylat betrug für Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 2000, App. 3 = 1 : 3000, App. 4 = 1 : 4000, App. 5 = 1 : 5000

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:
10.00	17.25		18.20		17.05		16.85		15.60	
		0.45		0.80		0.70		0.65		0.75
10.15	17.70		19.00		17.75		17.50		16.35	
		0.05		0.25		0.25		0.20		0.15
10.30	17.75		19.25		18.00		17.70		16.50	
		0.05		0.25		0.40		0.30		0.20
10.45	17.80		19.50		18.40		18.00		16.70	
		0.05		0.40		0.35		0.50		0.20
11.00	17.85		19.90		18.75		18.50		16.90	
		0.15		0.40		0.45		0.70		0.45
11.15	18.00		20.30		19.20		19.20		17.35	
		0.00		0.35		0.45		0.70		0.45
11.30	18.00		20.65		19.65		19.90		17.80	
		0.10		0.45		0.45		0.90		0.50
11.45	18.10		21.10		20.10		20.80		18.30	
		0.20		0.50		0.55		0.80		0.55
12.00	18.30		21.60		20.65		21.60		18.85	
		0.20		0.40		0.40		0.70		0.50
12.15	18.50		22.00		21.05		22.30		19.35	
		0.20		0.50		0.55		0.70		0.65
15.30	18.70		22.50		21.60		23.00		20.00	
		0.20		0.50		0.50		0.80		0.70
12.45	18.90		23.00		22.10		23.80		20.70	

Die am meisten ausgesprochene Veränderung im Verhalten der Hefe, die diesesmal an und für sich nicht sehr kräftig arbeitete, zeigt sich bei der Verdünnung 1 : 4000 (vgl. Taf. VIII). Die normale Curve zeigt, eine Anfangssteigerung abgerechnet, durchaus die Neigung, in gerader Linie zu verlaufen. Bei der Verdünnung 1 : 4000 ist das Gegentheil der Fall, ebenso auch bei der folgenden Concentration, bei der die Tendenz zur Steigerung allerdings etwas später zum Ausdruck kommt. Dass aber für die Salicylsäure derselbe Satz gilt, den wir als Endergebniss der vorhergehenden Versuche aussprechen konnten, geht auch aus der vorliegenden Beobachtung deutlich hervor.

g) Ameisensäure.

Dass Ameisensäure bei gewissen Verdünnungen im Stande ist, die Gährung zu verstärken, wurde in meinem Institut bereits im Jahre 1884 von G Hoffmann[1]) nachgewiesen. H. bestimmte die Arbeit der Hefe aus dem Volum der producirten Kohlensäure und gelangte dabei zu folgenden Zahlen:

Producirt eine gewisse Quantität Traubenzuckerlösung mit Hefe innerhalb einer Stunde 1 ccm Gas, so liefert genau derselbe Ansatz in der gleichen Zeit mit .

1) G. Hoffmann, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung der Ameisensäure. Greifswald 1884.

0,05	%	Ameisensäure	0.000	ccm
0,025	„	„	0.993	„
0,01	„	„	1.202	„
0,005	„	„	1.085	„
0,0025	„	„	1.026	„
0,001	„	„	1.015	„

Bei einer Verdünnung von 1 : 2000 liess demgemäss die Ameisensäure noch keine Gährung aufkommen. Dahingegen überstieg letztere die Norm deutlich bei einer Concentration von 1 : 10.000. Noch weiter getriebene Verdünnungen liessen dann Werthe auftreten, die der normalen Hefearbeit wieder mehr und mehr ähnlich wurden. Bei meinen Versuchen ging ich von einer 10 % Ameisensäurelösung aus. Im

1. Versuch

betrug der Gehalt an Säure für die einzelnen Ansätze bei Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 6000, App. 3 = 1 : 7000, App. 4 = 1 : 8000, App. 5 = 1 : 9000, App. 6 = 1 : 10.000, App. 7 = 1 : 20.000.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:	7.	D:
9.30	11.50		14.00		14.25		17.30		12.10		16.65		17.25	
9.45	11.50	0.00	14.15	0.15	14.40	0.15	17.45	0.15	12.25	0.15	17.20	0.55	17.70	0.45
10.00	11.55	0.05	14.30	0.15	14.50	0.10	17.60	0.15	12.35	0.10	17.70	0.50	18.10	0.40
10.15	11.90	0.35	14.80	0.50	14.90	0.40	18.00	0.40	12.80	0.45	18.40	0.70	18.60	0.50
10.30	12.05	0.15	15.00	0.20	15.05	0.15	18.20	0.20	13.00	0.20	18.80	0.40	18.85	0.25
10.45	12.10	0.05	15.30	0.30	15.30	0.25	18.50	0.30	13.25	0.25	19.10	0.30	19.00	0.15
11.00	12.30	0.20	15.50	0.20	15.50	0.20	18.75	0.25	13.40	0.15	19.40	0.30	19.10	0.10
11.15	12.50	0.20	15.80	0.30	15.70	0.20	19.10	0.35	13.65	0.25	19.70	0.30	19.25	0.15
11.30	12.65	0.15	16.10	0.30	15.95	0.25	19.40	0.30	13.90	0.25	19.95	0.25	19.40	0.15
11.45	12.85	0.20	16.40	0.30	16.20	0.25	19.75	0.35	14.10	0.20	20.30	0.35	19.55	0.15
12.00	13.10	0.25	16.75	0.35	16.45	0.25	20.20	0.55	14.40	0.30	20.65	0.35	19.75	0.20
12.15	13.40	5.30	17.10	0.35	16 80	0.35	20.60	0.40	14.70	0.30	20.95	0.30	19.95	0.20
12.30	13.65	0.25	17.45	0.35	17.10	0.30	21.10	0.50	14.95	0.25	21.35	0.40	20.15	0.20
12.45	14.00	0.35	18.00	0.55	17.55	0.45	21 80	0.70	15.45	0 50	21.95	0.60	20.50	0.35

Schon bei der Verdünnung von 1 : 8000 tritt, wie auch aus der Curventafel VIII ersichtlich, eine wahrnehmbare Vermehrung der Hefearbeit ein. Am deutlichsten zeigte sie sich aber bei 1 : 10.000. Diese Congruenz mit der Hoffmann'schen Beobachtung ist selbstverständlich zufällig, da zweifellos die für die Ameisensäure gefundenen Optima ebenso, wie die aller anderen daraufhin untersuchten Stoffe, innerhalb gewisser breiterer Grenzen liegen müssen, entsprechend der jedesmaligen Beschaffenheit der Hefe. Der vorliegende Versuch zeigt ausserdem noch, wie die Anwesenheit der

Ameisensäure die Gährung gleich von vornherein rascher eintreten lässt.

2. Versuch.

Der Gehalt an Ameisensäure für die einzelnen Ansätze betrug für Apparat 1 = 0, App. 2 = 1 : 8000, App. 3 = 1 : 9000, App. 4 = 1 : 10.000, App. 5 = 1 : 30.000, App. 6 = 1 : 40.000, App. 7 = 1 : 50.000.

Zeit.	1.	D:	2.	D:	3.	D:	4.	D:	5.	D:	6.	D:	7.	D:
9.15	16.00		15.15		15.00		14.25		18.65		14.80		34.60	
9.30	16.00	0.00	15.15	0.00	15.00	0.00	14.25	0.00	18.80	0.15	14.90	0.10	34.60	0.00
9.45	16.00	0.00	15.15	0.00	15.00	0.00	14.30	0.05	18.90	0.10	15.00	0.10	34.60	0.00
10.00	16.10	0.10	15.20	0.05	15.05	0.05	14.40	0.10	19.25	0.35	15.20	0.20	34.70	0.10
10.15	16.25	0.15	15.30	0.10	15.20	0.15	14.60	0.20	19.60	0.35	15.45	0.25	34.90	0.20
10.30	16.35	0.30	15.45	0.15	15.20	0.00	14.65	0.05	19.90	0.30	15.55	0.10	35.10	0.20
10.45	16.40	0.05	15.50	0.05	15.25	0.05	14.70	0.05	20.00	0.10	15.55	0.00	35.20	0.10
11.00	16.50	0.10	15.60	0.10	15.30	0.05	14.80	0.10	20.10	0.10	15.60	0.05	35.40	0.20
11.15	16.55	0.05	15.70	0.10	15.35	0.05	14.80	0.00	20.25	0.15	15.60	0.00	35.50	0.10
11.30	16.70	0.15	15.85	0.15	15.45	0 10	14.90	0.10	20.40	0.15	15.70	0.10	35.70	0.20
11.45	16.80	0.10	16.00	0.15	15.50	0.05	15.00	0.10	20.50	0.10	15.70	0.00	35.85	0.15
12.00	16.90	0.10	16.05	0.05	15.60	0.10	15.10	0.10	20.70	0.20	15.80	0.10	36.00	0.15

Während in diesem Versuche die normale Gährung nur langsam beginnt, setzt sie bei Apparat 5 und 6 gleich ein und ebenso auch bei Apparat 4 früher wie bei 1. Die Hauptdifferenz ergiebt sich zum Vortheil des Ansatzes 1 : 30.000 gegenüber der Norm für die Zeit von 9 h. 45 bis 10 h. 30.

Ameisensäure verstärkt also gleichfalls in genügender Verdünnung zeitweilig die Hefearbeit und bedingt ein schnelleres Einsetzen derselben.

Fassen wir das Ergebniss der hier mitgetheilten Versuche zusammen, so ergiebt sich daraus zunächst, dass alle von uns geprüften Substanzen in der That im Stande sind, bei genügender Verdünnung die Lebensthätigkeit der Hefe auf längere oder kürzere Zeit zu erhöhen, trotzdem sie sich für gewöhnlich als Hefegifte verhalten. Wir haben von der Möglichkeit Gebrauch gemacht, den Reiz, den jedes dieser Gifte auf die Hefezelle ausübt, zu modificiren, indem wir zum Theil hochgradige Verdünnungen benutzten, und das Resultat hat der Voraussetzung entsprochen. Was ich in meiner obenerwähnten Arbeit für die thierische Zelle nachzuweisen versuchte, trifft für die Pflanzenzelle ebenfalls zu, und ich glaube ein Recht zu der Aufstellung des Satzes zu haben, dass jeder Reiz auf jegliche lebende Zelle eine Wir-

kung ausübt, deren Effect hinsichtlich der Zellenthätigkeit umgekehrt proportional ist der Intensität des Reizes. Selbstverständlich bestehen für jeden einzelnen Fall gewisse Einschränkungen dieses Satzes. So wird von zwei Zellen diejenige am leichtesten auf einen Reiz von bestimmter Grösse reagiren, die vermöge ihrer inneren Beschaffenheit eine geringere Widerstandsfähigkeit besitzt: Bei starker Reizwirkung erliegt sie früher, stirbt unter Umständen schneller ab, bei stark herabgesetztem Reiz wird sie eventuell eher eine deutliche Vermehrung ihrer Lebensenergie sichtbar werden lassen als eine durchaus normale Zelle, die unter derselben Bedingung scheinbar ganz unberührt bleibt. Auffallend und zunächst nicht genügend zu erklären ist das eigenthümliche Gleichgewichtsverhältniss, welches sich zwischen der lebenden Zelle und dem auf sie einwirkenden Agens entwickeln kann. Die dem letzteren innewohnende Kraft wird durch ein Gleichmaass an Energie des Substrats paralysirt, das Resultat davon muss nach Aussen hin gleich Null werden. Besteht aber dieses Gleichgewicht nicht — und die Differenzen brauchen nur geringe zu sein — so sehen wir charakteristische Wirkungen auftreten: entweder Nachlass der physiologischen Leistungsfähigkeit oder Steigerung derselben.

(Aus dem physiologischen Institut zu Breslau.)

Ueber secretorische Function der Stäbchen-Epithelien in den Speicheldrüsen.

Von

A. Lazarus, cand. med.

Professor Merkel hat in einer Untersuchung über die Speichelröhren [1]) die Betheiligung der Stäbchen-Epithelien in den Speicheldrüsen an der Secretion des Genaueren behandelt. Nachdem es vorher keinem der Autoren, die diesem Gegenstand ihre Aufmerk-

1) „Die Speichelröhren", Rectoratsprogramm für 81/83 von Prof. Dr. Friedrich Merkel. Leipzig. C. F. W. Vogel 1883.

samkeit zugewendet hatten, gelungen war, den complicirt gebauten Organen eine bestimmte Bedeutung für die Thätigkeit der Drüsen zuzuerkennen, kam Merkel zu dem Resultat, dass er einmal überhaupt eine secretorische Function der Ausführungsgänge für erwiesen erachtete und zweitens im Besonderen ihnen die Abscheidung der Salze, zumal des Kalkes zuschrieb. Letztere Hypothese ist, wie Werther[1]) durch ausführliche Speichelanalysen überzeugend nachgewiesen hat, fallen zu lassen. Eine genaue Prüfung der Ansicht Merkel's, dass die secernirende Thätigkeit der Stäbchen-Epithelien durch seine histologischen Untersuchungen erwiesen sei, hatte Herr Weinhold im hiesigen physiologischen Institut unternommen, brach dieselbe aber vor ihrer Vollendung ab. Auf Veranlassung des Herrn Professor Heidenhain nahm ich im Sommer 1887 die Untersuchungen auf. Die Resultate derselben seien im Folgenden mitgetheilt.

Wohl das wichtigste Argument, welches Merkel für eine secretorische Thätigkeit der Speichelröhren beibrachte, war, dass er an denselben morphologische Unterschiede bei einer ruhenden und einer thätigen Hunde-Submaxillaris wahrgenommen zu haben glaubte. Er beschreibt dieselben wie folgt:

„Während man bei einer ungereizten Submaxillardrüse, welche ich daraufhin untersuchte, gar nicht oder doch nur sehr schlecht die Zellgrenzen erkennt, und während die Stäbchen, wo man sie deutlich unterscheiden kann, in äusserst gleichmässiger und regelmässiger radiärer Reihe nebeneinander liegen, sind bei der gereizten Drüse die Zellen in ihren hinteren Theilen deutlich von einander getrennt und die Stäbchen selbst auseinander gewichen, so dass die Zellen wie ausgefasert aussehen. Dabei sind sie nicht mehr so schön und regelmässig radiär gestellt, sondern vielfach gekrümmt und aus der ursprünglichen Lage gebracht. Ihre Oberfläche sieht weit höckeriger, man könnte sagen knorriger aus, als diejenige ruhender Zellen.“

Diese Beschreibung wird durch der Abhandlung beigegebene Abbildungen auf das deutlichste erläutert.

Um die beschriebenen Unterschiede nun an eigenen Präparaten aufzuzeigen, machten Herr Weinhold und nach ihm ich eine Reihe von Thierversuchen, von denen ich einen, um etwaigen

1) Archiv f. d. ges. Phys. Bd. XXXVIII. Bonn 86.

Einwänden von vornherein zu begegnen, ausführlicher beschreiben will.

Bei einem mittelgrossen, morphinisirten und curarisirten Hunde wurde linksseitig der N. lingualis, sowie der Sympathicus abwechselnd durch die tetanisirenden Inductionsströme des du Bois'schen Schlitteninductoriums gereizt. Im Anfang des Versuches war der Schlittenstand für N. lingualis 300 mm, für den Sympathicus 150 mm. Sobald die eben angewandte Stromintensität nicht mehr ausreichte, um genügendes Secret zu erzielen, wurde sie um weniges vergrössert, so dass am Ende, nach $3^1/_2$ Stunden, die Schlittenstände 140, bezw. 80 waren. Jede Einzelreizung wurde ungefähr nur 2 Minuten ausgeführt; dadurch wie durch das Abwechseln zwischen beiden Nerven und durch kurze Pausen wurde die Integrität der Nerven nach Möglichkeit gewahrt und ihre Functionsfähigkeit nur langsam verringert. In den Ausführungsgang der zu reizenden Drüse war eine Canüle eingelegt, welche das Secret auffing. Die Menge desselben betrug im Ganzen 39 ccm. Nach beendetem Versuche wurden beide Submaxillares herauspräparirt und, sorgfältig von umhüllendem Bindegewebe befreit, in Alc. absol. gelegt.

Die Weiterbehandlung war eine zweifache. Einmal wurden kleine Stückchen nach 24 Stunden in 0,5 resp. 0,25procentige Hämatoxylinlösung, nach weiteren 24 Stunden in 0,5procentige Alaunlösung resp. in neutrales chromsaures Kali gebracht, danach in Alkohol wieder sorgfältig entwässert und in Paraffin eingebettet, eine Färbungsmethode, welche sich als ausgezeichnet für die Hervorhebung der feinsten Stäbchenstructur bewährte. Zweitens wurden ungefärbte Stückchen eingebettet und feine Schnitte auf dem Deckgläschen mit Rénault'scher Mischung (Hämatoxylin und Eosin) behandelt, wodurch ebenfalls klare und distincte Bilder erzielt wurden. Die Behandlung beider Drüsen, der ungereizten wie der gereizten, ging Hand in Hand; gleich grosse Stücke lagen in der gleichen Menge Flüssigkeit stets gleich lange Zeit.

Bei Vergleichung der entsprechenden Präparate, sowohl der aus dem besprochenen Versuche gewonnenen als auch aller übrigen, zeigten sich unverkennbar und in die Augen springend die von Heidenhain und von Lavdowsky beschriebenen Unterschiede ungereizter und gereizter Drüsen. Die Acini der ungereizten zeigten helle Zellen, die, gross um ein enges Lumen herumliegend, ein feines Protoplasmanetz erkennen lassend, mit eckigem,

wandständigem Kern durch zarte Linien scharf von einander geschieden waren. Die Präparate der gereizten hingegen liessen Acini sehen mit dunklen, granulirten, verkleinerten Zellen, die sich weit weniger deutlich von einander abgrenzten, mit runden, von der Acinuswand nach dem Centrum gerückten Kernen, die mit besonderer Deutlichkeit hervortraten.

Die morphologischen Veränderungen der gereizten Drüsen waren so augenfällig, dass an einer sehr ausgiebigen Wirkung der Reizströme auf die Function der Drüsen nicht gezweifelt werden konnte. Gleichwohl gelang es durchaus nicht, Unterschiede im morphologischen Verhalten der Ausführungsgänge beider Drüsen zu erkennen. Wenn Merkel nun sagt (S. 13): „Schon bei der Betrachtung derselben an sogenannten ruhenden, d. h. nicht gereizten Drüsen fällt es auf, dass sie nicht überall ganz gleich aussehen. An den einen ist die Stäbchenstructur deutlich, an den anderen kaum wahrzunehmen" —, so kann ich diesem Satze durchaus beistimmen; nur muss ich den Grund für diese Erscheinung in anderen Umständen suchen als Merkel. Die Stäbchengebilde sind so überaus zart, dass die geringfügigste Ursache hinreicht, sie stark zu alteriren und ihr Aussehen wesentlich zu verändern. Wird z. B. beim Aufkleben der feinen Schnitte auf den Objectträger Alkohol von nur wenig verstärkter Concentration angewendet oder das Glas nicht vorsichtig genug erwärmt, so tritt gar leicht eine Schrumpfung ein, die in erster Linie stets die Stäbchen-Epithelien trifft und die zarte Streifung der Beobachtung entzieht. Dazu kommt, dass verschiedene Dicke des Präparates, verschiedene Weite der Lumina, ganz namentlich eine verschiedene Richtung des Schnittes zur Axe des Ganges bei so feinen Structuren nicht unerhebliche Unterschiede der Bilder bewirkt. Zur Vergleichung dürfen ja nur zwei Stellen herangezogen werden, die gleiche Helligkeit, gleiches Lumen und gleiche Schnittrichtung aufweisen. Vergleicht man solche, so wird man vergeblich eine Bestätigung der Merkel'schen Wahrnehmungen suchen.

Diesen Widerspruch zu lösen, wäre nicht leicht gewesen, hätte Merkel nicht durch eine beiläufig gemachte Bemerkung einen Anhalt zu seiner Aufklärung gegeben. Er sagt: „Ich muss bemerken, dass die Drüse, von welcher das in Fig. 5 abgebildete Präparat stammt, stark ödematös war, sie zeigte sich fast doppelt so gross, wie die zugehörige Drüse", und fährt, um Einwänden,

die an dieser Stelle seine Hypothese angreifen könnten, die Spitze abzubrechen, fort: „Man könnte vielleicht einwerfen, das andringende Oedem habe die Stäbchen alterirt und auseinander gedrängt, wenn nicht zwei Beobachtungen an Kaninchendrüsen dies unwahrscheinlich machten. Nach einer zu anderem Zwecke vorgenommenen Unterbindung der V. jugularis fand sich die Submaxillardrüse derselben Seite stark ödematös, die der anderen Seite normal. Eine Untersuchung der stäbchenführenden Epithelzellen liess keinen Unterschied im Aussehen wahrnehmen. Die zweite Beobachtung bezieht sich auf die von mir angestellten Pilocarpin-Versuche. Bei Kaninchen, welche mitten in starker Salivation getödtet wurden, war zwar das Speichelröhrenepithel der Submaxillaris unverändert, dagegen zeigte dasjenige der Parotis die Zusammensetzung aus Stäbchen deutlich, während die ruhende Parotis eines Controllthieres nur mit Mühe eine Andeutung derselben erkennen liess. Aus den beiden referirten Beobachtungen scheint hervorzugehen, dass einfaches Oedem nicht genügt, die Veränderungen in den Zellen hervorzurufen, sondern dass es die Nervenreizung ist, welche diesen Effect hat.“

Keine dieser beiden Beobachtungen scheint mir im Stande, den vorgebrachten Einwurf zurückzuweisen. Bei dem directen Auffangen des Secretes ist es gar zu leicht möglich, dass durch ein geringes Verschieben der ableitenden, in dem engen Ausführungsgang befindlichen Canüle, oder aus anderen nicht leicht zu controllirenden Ursachen das Secret im Ausführungsgang und den Acinis angestaut wird und Oedem erzeugt. Es ist nun einleuchtend, dass ein durch Blutstauung entstandenes Bindegewebsödem, wie es Merkel als Gegenbeweis gelten lassen will, nicht dieselbe, keinesfalls eine so intensiv zerstörende Wirkung auf das Drüsengewebe ausüben wird, wie ein durch Secretanstauung im Ausführungsgange herbeigeführtes Oedem. Bei dem ersteren filtrirt Lymphe aus den Blutcapillaren in die periacinösen Lymphräume, bei dem letzteren filtrirt Speichelflüssigkeit, welche in den Acinis secernirt wurde, durch die Wandung der Speichelgänge nach aussen. Was die Beobachtung an den Kaninchendrüsen anbelangt, so ist gegen sie einzuwenden, dass die Stäbchenstreifung an ruhenden Parotiden recht gut zu sehen ist, so dass die Merkel'schen Präparate keine normalen gewesen zu sein scheinen, dass ferner die betreffende gereizte Drüse, so weit aus den angeführten Worten

hervorgeht, ja gar nicht die in Frage kommenden, so ausführlich beschriebenen Veränderungen aufwies. Den stricten Beweis aber dafür, dass dieselben keine durch Ausübung einer Function, sondern durch das Oedem hervorgerufenen Veränderungen waren, glaube ich durch folgenden Versuch erbracht zu haben, der wiederholt von mir, wie schon von Herrn Weinhold gemacht, immer dasselbe Resultat ergab.

Bei einem morphinisirten und curarisirten Hunde werden beide N. linguales gereizt, auf der einen Seite das Secret sorgfältig abgeleitet und aufgefangen, auf der anderen Seite der Ausführungsgang unterbunden (einmal auch mit der Modification, dass auch auf dieser Seite dem Secret Abfluss verstattet wurde und erst gegen Ende des Versuches die Unterbindung gemacht wurde). Die Reizung geschah auf beiden Seiten abwechselnd und gleichmässig. Nach beendetem Versuche wurden die Drüsen, von denen die ödematös gewordene fast dreimal so gross war als die andere, wieder wie oben beschrieben, behandelt. Das Resultat entsprach durchaus unseren Erwartungen. Die gewonnenen Präparate gaben Bilder, die genau Merkel's Beschreibungen entsprachen. Es sind bei der ödematösen Drüse „die Zellen in ihren hinteren Theilen deutlich von einander getrennt und die Stäbchen selbst auseinander gewichen, so dass die Zellen wie ausgefasert aussahen. Dabei sind sie nicht mehr so schön und regelmässig radiär gestreift, sondern vielfach gekrümmt und aus der ursprünglichen Lage gebracht."

Es erscheint mir sonach sicher, dass die Veränderungen in den Speichelröhren, die Merkel als aus Ausübung einer secretorischen Function hervorgegangen bezeichnet, auf rein mechanischem Wege durch die Secretstauung entstanden sind, dass sie also auch nicht eine derartige Thätigkeit der betreffenden Drüsentheile beweisen können.

Es bleibt mir nun noch übrig, einen zweiten Punkt aus der Merkel'schen Arbeit kurz zu berühren, der die Ansicht des Verfassers stützen soll. S. 15 heisst es: „Eine weitere Stütze für eine secretorische Function der in Rede stehenden Zellen liegt in der Beobachtung, dass an der gereizten Hunde-Submaxillaris die Pyrogallusfärbung weit stärker, d. h. dunkler war als in der zugehörigen der anderen Körpertheile"[1]). Diese Differenz verlangt nicht

1) Merkel hat nämlich gefunden, dass die Speichelröhren sich durch Pyrogallussäure-Lösung stark bräunen.

nothwendig die Erklärung, welche ihr Merkel giebt. Sie schliesst z. B. auch die nicht aus, dass die Wirkung der Pyrogallussäure auf das in das Drüsengewebe reichlich infiltrirte, alkalische Secret die Reaction erzeugt hat. Gestützt wird diese Vermuthung durch Versuche des Herrn Weinhold, welcher die Pyrogallusreaction wieder entsprechend einmal an gereizten und ungereizten, und zweitens an Abfluss- und Stauungsdrüsen probirte. Es zeigt sich auch hier, dass die betreffenden Veränderungen nicht charakteristisch seien für eine gereizte, sondern für eine ödematöse Drüse.

Durch das Angeführte glaube ich nun klargelegt zu haben, dass der Merkel'schen Hypothese über die secretorische Thätigkeit der Speichelröhren durch die von dem Verfasser beigebrachten Beobachtungen eine genügende Grundlage noch nicht gegeben ist. Damit soll nicht bestritten sein, dass die Stäbchenepithelien auf irgend eine Weise an der Bildung des Secretes sich betheiligen; es soll nur gesagt sein, dass ein schlagender Beweis hierfür noch nicht vorliegt.

(Aus dem physiologischen Institut zu Königsberg i. Pr.)

Das Centrum des reflectorischen Lidschlusses.

Von

Dr. med. **Rudolf Nickell**, pr. Arzt.

Als Centrum eines Reflexes bezeichnet man gewöhnlich denjenigen Theil des Centralorganes, der erhalten sein muss, wenn der Reflex zu Stande kommen soll. Sind die Eintrittsstellen oder die centralen Endigungen der in Betracht kommenden Empfindungsfasern weit von dem Kern oder der Austrittsstelle der zu innervirenden Motoren entfernt, so umfasst das Centrum einen grossen Raum, sind sie einander nahe — einen kleinen. Der motorische Theil eines solchen Centrums ist der constantere Bestandtheil desselben, der sensible kann in weiteren Grenzen variiren; denn oft kann durch Reizung sehr verschiedener Empfindungsnerven dieselbe Reflexbewegung ausgelöst werden. Es wäre deshalb, und weil man über den intracentralen Weg der sensiblen Impulse wenig

weiss, vielleicht besser, als Reflexcentrum nur denjenigen Theil der grauen Substanz oder diejenige Ganglienzellengruppe zu bezeichnen, aus der die in Anspruch genommenen Bewegungsfasern hervorgehen. Nur dann kann in vielen Fällen von einer schärferen Begrenzung die Rede sein. Will man das Centrum dagegen im obigen Sinne auffassen, so wird man oft nur sagen können: die engsten Grenzen, die dem Reflex gesteckt sind, sind die und die; es ist aber nicht ausgeschlossen, dass unter ganz gewöhnlichen Bedingungen noch weit ausgedehntere Bezirke in Anspruch genommen werden.

In diesem Sinne möchte ich es verstanden wissen, wenn ich in nachfolgender Abhandlung die hintere und die vordere Grenze des Centrums für den reflectorischen Lidschluss festzustellen suche. Ich habe, das sei besonders bemerkt, nur denjenigen Lidschluss im Auge, der durch Reizung der Lider oder der Hornhaut hervorgerufen wird; von dem durch optische Reizung erzeugten will ich hier absehen.

Es liegen, soviel mir bekannt ist, nur von zwei Seiten her Versuche vor, das Centrum des Lidreflexes näher zu localisiren, die einen von S. Exner, die anderen von H. Seck.

Exner[1]) theilt darüber gelegentlich seiner Untersuchungen über die Reflexzeit Folgendes mit:

„Schneidet man bei einem Frosche oder Kaninchen das Halsmark quer durch und rückt mit diesen Querschnitten immer mehr aufwärts, so kömmt man an eine Stelle, an welcher die Durchschneidung das Ausbleiben des Blinzelns auf mechanischen Reiz der Cornea zur Folge hat. Diese Stelle ist die Spitze des calamus scriptorius. Es liegt also hier oder reicht wenigstens bis hierher der Reflexheerd des Blinzelns für Trigeminusreiz.“

Wenig übereinstimmend mit diesem von Exner gefundenen Resultat sind die auf das Kaninchen bezüglichen Angaben von H. Seck in seiner Inauguraldissertation „Versuche, das Centrum der reflectorischen Thränensecretion zu bestimmen“[2]). Seck beginnt seine Durchschneidungen dicht unterhalb der Spitze des calamus scriptorius und constatirt an fünf guten Versuchen das gänzliche Fehlen des reflectorischen Lidschlages. Bei Durchschneidungen des Markes innerhalb des zweiten Halswirbels findet er die reflectori-

1) Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, Bd. VIII, p. 530.

2) Eckhard's Beiträge zur Anatomie u. Physiologie, Bd. XI 1885.

schen Lidbewegungen in vier tadelfreien Versuchen nur unvollkommen erhalten, während sich bei Durchschneidungen innerhalb des dritten und vierten Halswirbels dieselben als etwas besser erhalten erweisen, jedoch noch nicht die Vollkommenheit erreichen, wie am gesunden Thier. Die Durchtrennungen des Rückenmarkes innerhalb des fünften und sechsten Halswirbels endlich lassen ihn zu dem Resultat kommen, dass die Erhaltung der Lidbewegung sich in der Mehrzahl der Fälle der am gesunden Thiere so sehr nähert, dass sie derselben unbedenklich gleich gesetzt werden kann. Bei allen diesen Versuchen findet Seck, dass die „möglichst vollkommen erhaltene Thränensecretion mit der möglichst vollkommen erhaltenen Lidbewegung gleichen Schritt hält." Bei der Feststellung der vorderen Grenze für das Centrum der reflectorischen Thränensecretion — sie ragt nach Seck's Untersuchungen nicht namhaft über den makroskopischen Ursprung des Trigeminus nach vorn hinaus — wird der Lidbewegung nicht Erwähnung gethan; doch ist nach der im vorigen Satze aufgestellten Behauptung wohl anzunehmen, dass diese vordere Grenze auch für das Centrum des Lidreflexes gelten soll.

Während also Exner eine hintere Grenze für den Heerd des Blinzelns in die Spitze des calamus scriptorius verlegt, drückt sich Seck in seinem Resumé wie folgt aus: „Die von der Conjunctiva aus erregbare, reflectorische Thränensecretion (also auch Lidbewegung, Refer.) kann man erhalten, wenn mindestens das Rückenmark bis zum unteren Ende des vierten Wirbels oder bis zum oberen des fünften Wirbels erhalten ist. Will man sie aber im Experiment möglichst sicher und vollständig eintreten sehen, so thut man besser, das Rückenmark bis in die Gegend des sechsten Wirbels zu erhalten . . . . . Vielleicht ist die untere Grenze für möglichst vollkommene Erhaltung der genannten, reflectorischen Erscheinungen etwas höher zu setzen, indem man daran erinnern kann, dass das untere Ende des oberhalb des Schnittes gelegenen Rückenmarkstückes durch Blutverlust u. s. w. an seinen gesunden Eigenschaften eine Einbusse erleidet, mithin das von mir für die fraglichen Erscheinungen als nothwendig geforderte Stück im Experiment länger ausfällt, als es in Wirklichkeit ist; aber das ist eine Unvollkommenheit, die allen Durchschneidungsversuchen an den centralen Theilen des Nervensystems anklebt und die erst durch Anwendung anderer vollkommenerer Methoden zu beseitigen

ist. Ich sehe daher mein Resultat auch nur als eine erste rohe Annäherung an die Wahrheit an."

Seck ist geneigt, das von ihm festgestellte, tiefe Hinunterreichen des für den Lid- und Thränenreflex bestimmten Weges unter Berücksichtigung des anatomisch nachgewiesenen Ursprunges der sensiblen Trigeminusfasern, der sogenannten aufsteigenden Wurzel des Trigeminus, zu deuten. Auch frühere Autoren haben geglaubt, dass distalere Theile dieser Wurzel in Beziehung zum Auge stehen. Schon Magendie[1]) sah bei Durchschneidungen des Markes in der Höhe des ersten, sowie im Niveau des zweiten Halswirbels ähnliche Erscheinungen, wie er sie bei der intracraniellen Durchschneidung der Quintuswurzeln beobachtet hatte: Anaesthesie in der betreffenden Gesichtshälfte, einschliesslich des Auges, Pupillenverengerung, Keratitis. Erst bei Durchtrennungen in der Höhe des dritten Wirbels fehlten sie. Vulpian[2]) spricht von dem grossen Einfluss, den das verlängerte Mark auf die gesammte Sensibilität des Gesichtes ausübe, eine Thatsache, die nicht Wunder nehmen könne, da ja die Rolando'sche Wurzel hier ihren Ursprung nehme; die Durchschneidung einer Hälfte des verlängerten Markes bewirke eine Paralyse der Sensibilität der betreffenden Gesichtshälfte. Doch hat er offenbar dabei die höheren Abschnitte des Kopfmarkes im Auge; denn wenn er im Niveau der Calamusspitze durchschnitt, erhielt er nur eine wenig ausgesprochene Abschwächung der Sensibilität, was sich seiner Meinung nach daraus erklärt, dass das durchschnittene Bündel hier noch nicht alle Wurzelfasern enthält.

Laborde[3]) sieht nach Durchschneidungen in der der eminentia teres benachbarten Region totale Unempfindlichkeit des Auges derselben Seite und trophische Störungen, die mit dem eitrigen Verlust des Augapfels endigen. Er meint, dass die entsprechenden, der aufsteigenden Trigeminuswurzel angehörigen Fasern nicht über das Niveau der Spitze des calamus hinausgehen, ja sie nicht einmal erreichen. Auch Duval[4]), der seine experi-

1) Magendie, „Sur l'influence de la cinquième paire de nerfs sur la nutrition et les fonctions de l'oeil" im Journal de Physiologie experimentale et pathologique, Tome IV, 1824.

2) Citirt bei Duval a. a. O.

3) Gazette médicale de Paris, novembre 1877.

4) „Recherches sur l'origine réelle des nerfs craniens" im Journal de l'anatomie et de la physiologie, quatorzième année 1878.

mentellen Untersuchungen gemeinschaftlich mit Laborde angestellt hat, lässt, wenigstens bei der Ratte, die „racine bulbaire" erst über der Pyramidenkreuzung beginnen [1]). Er theilt mit, dass intrabulbäre Durchschneidung der aufsteigenden Trigeminuswurzel Unempfindlichkeit des Bulbus, später trophische Störungen nach sich zieht. Indess giebt er Genaueres über die Höhe, in der die Durchschneidung vorgenommen werden muss, um diesen Einfluss auszuüben, nicht an [2]).

Was die deutschen Autoren anbetrifft, so citire ich zunächst eine Angabe Budges [3]), der nach Durchschneidung des halben Markes am calamus scriptorius bei aetherisirten Kaninchen die Pupille enger, dieselbe Gesichts- und die entgegengesetzte Körperhälfte gefühllos findet. Schiff [4]) konnte sich davon überzeugen, dass Querschnitte in der unteren Hälfte des verlängerten Markes bei Kaninchen das Gefühl der betreffenden Gesichtshälfte nicht ganz aufheben, sondern nur ausserordentlich abstumpfen; dass ferner Hyperaemie der Conjunctiva und Trübung der Cornea nur dann auftreten, wenn die Schnitte mindestens „im Niveau der drei oberen Wurzeln des Accessorius (portion bulbaire)" gemacht werden: unterhalb derselben konnte nach Durchschneidung Cornealtrübung nicht beobachtet werden. Er kommt zu dem Schluss, dass, wenn Magendie auch hier die trophischen Veränderungen gesehen hat, dies wohl eine Folge secundärer Erkrankung der höheren Wurzeln des Quintus ist, wozu die von ihm erwähnte, profuse Eiterung der Wunde manches beigetragen haben mag. Bei Hunden traten die trophischen Veränderungen des Auges erst auf, als über dem cal. script. das Mark durchschnitten wurde (der tiefste Schnitt lag etwa $1^1/_2$ Linien über ihm). Bei Durchschneidungen, die un-

1) Auch beim Kaninchen erscheint die Wurzel erst in dieser Höhe von einiger Mächtigkeit. (Nickell.)

2) Bechterew (Arch. f. Anatomie u. Physiologie 1886, anatomische Abtheilung S. 1) hat neuerdings an menschlichen Embryonen den Verlauf der aufsteigenden Trigeminuswurzel untersucht. Sie erscheint bereits bei Foeten von 25—28 ccm Länge markhaltig. Sie beginnt nach ihm etwas abwärts von und theils im untern Abschnitt der Pyramidenkreuzung.

Man vergleiche auch die Angaben von Forel, Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. XVIII, S. 192.

3) „Ueber die Bewegung der Iris", Braunschweig 1855, p. 98.

4) „Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems." Frankfurt a. M. 1855, p. 95.

mittelbar unter der Calamusspitze angebracht wurden, entstanden solche Veränderungen nicht. Leider ist hier über die Sensibilitätsverhältnisse nichts bemerkt.

Es schien mir angezeigt, durch neue Untersuchungen den Ort des Reflexcentrums für den Lidschluss sicher zu stellen, und damit gleichzeitig die Frage nach der Bedeutung der tiefer entspringenden Theile der aufsteigenden Trigeminuswurzel für die Empfindlichkeit des Gesichtes, speciell des Auges, zu beantworten.

Die Untersuchung wurde im Koenigsberger physiologischen Institut auf Veranlassung und unter Mitwirkung von Herrn Prof. Dr. Langendorff ausgeführt. Ich benutzte dazu meistens Kaninchen, in einigen Fällen Meerschweinchen, Katzen, Tauben und Frösche. Bezüglich des Ganges der Operation und bezüglich der einzelnen Versuche sei auf meine Inauguraldissertation verwiesen, in der Beides ausführlich dargestellt ist [1]). Hier sei in dieser Beziehung nur bemerkt, dass ich in den meisten Fällen die zur hinteren Begrenzung des Centrums nothwendige Durchschneidung des Kopfmarkes nur einseitig vorgenommen habe, weil nur unter dieser Bedingung eine längere Beobachtung der erhaltenen oder wiederkehrenden Functionen möglich ist.

Die Ergebnisse meiner Versuche sind folgende:

I. Hintere Grenze des Lidreflexcentrums.

Bei halbseitigen, bei Kaninchen und Katzen vorgenommenen Durchschneidungen, bei denen — wie die jedesmal sorgfältig ausgeführte Section ergab — der höchste Schnitt dicht unterhalb der Calamusspitze, der tiefste 5 mm weiter nach hinten lag, sind stets die Lidreflexe auf der der Operation entsprechenden Seite erhalten gewesen, und nicht nur erhalten, sondern in vier Fällen sogar stärker ausgeprägt, wie auf der nicht lädirten Seite, in den übrigen nicht ersichtlich schwächer, wie in der Norm. Von sechs totalen, in dem oben begrenzten Gebiet vorgenommenen Durchschneidungen ergaben zwei an Katzen, eine an einer Taube und zwei an Fröschen ausgeführte dasselbe Resultat: bei einem Kaninchen konnte,

---

1) „Untersuchungen über das Centrum des reflectorischen Lidschlusses." Inaugural-Dissertation der medicinischen Fakultät zu Königsberg i. Pr. vorgelegt von Rudolf Nickell, pr. Arzt. Königsberg i. Pr. 1888.

offenbar wegen starken Blutergusses, der Lidreflex nur vorübergehend und nur links ausgelöst werden. Bei halbseitiger Durchschneidung im Niveau der Mitte der alae cinereae ist der Lidreflex ebenfalls erhalten geblieben, konnte auch hier sogar energischer sein, wie auf der nicht verletzten Seite, während nach Schnitten, die in die Gegend der Spitze der alae cinereae fielen, der reflectorische Lidschluss ausblieb [1]). Bei Fröschen waren Lidreflexe bei Durchschneidung in der Mitte der Rautengrube und darüber, bis 2 mm unterhalb der Lobi optici, gleich nach der Operation zwar nicht zu constatiren, kehrten jedoch am nächsten Tage wieder. Aus diesen Versuchen glaube ich folgern zu dürfen, dass die hintere Grenze für das Centrum des reflectorischen Lidschlusses in die Gegend der Mitte der alae cinereae oder vielleicht noch ein wenig höher hinauf zu legen ist. Die Schädigung, welche Blutlauf und Nervensubstanz durch den Schnitt erfahren, erlauben beim Säugethier eine nur unvollständige Genauigkeit in der Localisation solcher Grenzen; für den Frosch dagegen ist mit Sicherheit zu sagen, dass die hintere Grenze des Lidreflexcentrums über der Mitte der Rautengrube gelegen ist.

Ferner glaube ich aus meinen Versuchen die Schlussfolgerung ableiten zu dürfen, dass die für die Empfindlichkeit des Auges, in specie der Hornhaut und der Conjunctiva, bestimmten Fasern des Trigeminus aus den höheren Kopfmarkabschnitten entspringen, nicht aber, wie die älteren Angaben lauten, mit ihrem Ursprung tief in das Halsmark hinabreichen.

II. Vordere Grenze des Lidreflexcentrums.

Die Aufsuchung derselben ist in neuester Zeit besonders durch eine merkwürdige Angabe von Mendel [2]) dem Interesse näher gerückt worden. Derselbe untersuchte nämlich nach der Methode von Gudden bei einem Kaninchen und zwei Meerschweinchen

---

1) In einem dieser Fälle gab das Thier deutliche Schmerzensäusserungen, als das Auge der operirten Seite gereizt wurde. Die Sensibilität war also nicht erloschen; das Fehlen des Reflexes konnte somit nur auf eine Schädigung des nahegelegenen Facialiskernes bezogen werden.

2) Berliner klin. Wochenschrift 1887, Nr. 48.

den Ursprung der für den Orbicularis palpebrarum bestimmten Antheile des Facialis, indem er jungen, im Wachsthum begriffenen Thieren die Augenlider einer Seite entfernte und nach $5^1/_2$ bis 10 Monaten Oblongata und Mittelhirn in Schnittserien zerlegte. Er gelangte dabei zu dem überraschenden Resultat, dass die Orbicularisfasern des Nervus facialis nicht vom Facialiskern, sondern vom hintersten Ende des Oculomotoriuskernes ihren Ursprung nehmen.

Danach würde die obere Grenze des von mir untersuchten Centralapparates, von dem der Kern der Orbicularisfasern des Facialis einen wesentlichen Bestandtheil ausmacht, tief in das Mittelhirn, in die Vierhügelgegend hineinragen.

In der That schienen zahlreiche Beobachtungen, die ich angestellt habe, dieser Annahme sehr günstig zu sein. Entfernte ich nämlich bei Kaninchen, einmal bei Meerschweinchen, Grosshirn und Mittelhirn vollständig, so blieb der Lidreflex vollständig aus, obwohl in einigen Fällen die Lider zweifellos empfindlich und auch die Athembewegungen des Gesichtes, bei denen der Facialis betheiligt ist, erhalten waren. Endlich gelang es in einem Fall, den anfänglich verschwundenen, reflectorischen Lidschluss zuerst schwächer, später stärker wiederkehren zu sehen. Die Section bestätigte die vollständige Fortnahme der corpora quadrigemina; der Pons war unversehrt.

Wo immer es sich im Centralnervensystem um derartige Begrenzungen handelt, wie ich sie mir als Aufgabe gestellt hatte, wird man dem Erhaltenbleiben von Functionen viel mehr Vertrauen schenken müssen, wie ihrem Fortfall. Ich kann deshalb nicht glauben, dass der Ursprung der beim Lidschluss betheiligten Fasern des Nervus facialis und damit die obere Grenze des Lidreflexcentrums über den proximalen Rand der Varolsbrücke hinaufreicht.

III. Beiläufige Beobachtungen.

Gelegentlich der Durchschneidungsversuche wurden noch andere Beobachtungen und Versuche angestellt, die sich einmal auf die Sensibilitätsverhältnisse der übrigen Theile des Kopfes bezogen, andererseits über das Verhalten der Athmung und über den Einfluss der beiden nervi vagi auf dieselbe Aufschluss geben soll-

ten. Bezüglich der Athmungsverhältnisse nach halbseitiger Kopfmarkdurchschneidung hat bereits Herr Prof. Langendorff einige der gemachten Beobachtungen mitgetheilt. Ich führe hier noch Folgendes an:

1. In neun Fällen, in denen die Sensibilität der auf der durchschnittenen Markhälfte liegenden Nasenschleimhaut geprüft wurde, zeigte sie sich siebenmal vollständig erhalten; nur einmal fehlte sie auf der Seite der Verletzung, ein anderes Mal sogar auch auf der unverletzten Seite. In allen diesen Fällen lag die Durchschneidungsstelle unterhalb der Calamusspitze. Bei den drei Versuchen, bei denen der Schnitt an der Spitze der alae cinerae lag, ist die Sensibilität der Nasenschleimhaut der verletzten Seite nie vorhanden gewesen. Dasselbe Resultat ergaben die Prüfungen der Empfindlichkeit der Oberlippe, soweit sie im Bereich des verletzten Trigeminus lag: in vier Fällen von Durchschneidungen unterhalb der Spitze des calamus scriptorius zeigte sie sich erhalten; in drei Fällen, in denen der Schnitt im Niveau der Spitze der alae cinerae lag, nicht vorhanden.

2. In mehreren Fällen war nach halbseitiger Durchschneidung, wie bereits oben erwähnt, die Sensibilität des Auges sowie anderer Theile des Gesichtes auf der Seite der Durchschneidung nicht nur erhalten, sondern auch beträchtlich gesteigert[1]). Eine solche Hyperaesthesie zeigt sich bekanntlich nach Halbschnitten durch das Mark gewöhnlich in den hinter der Schnittstelle gelegenen Körperabschnitten. Die von mir festgestellte Ueberempfindlichkeit des Kopfgebietes dürfte interessante Rückschlüsse auf die Ursache der Hyperaesthesie überhaupt erlauben. Es wird aus diesen Beobachtungen wahrscheinlich, dass dieselbe nicht, wie vielfach geglaubt wird, in einem Fortfall empfindungshemmender Bahnen ihren Grund hat, sondern dass die Ursache derselben in einer Art von Fernwirkung von der Schnittstelle her gelegen ist. Bei Operationen im Bereich des Centralnervensystems finden sich eben nicht selten, wie das besonders Brown-Séquard wiederholt betont hat, Symptome von Functionshemmungen und Functionssteigerungen neben einander.

---

1) Dies ging unter anderem daraus hervor, dass leichte Reizung des betreffenden Auges nicht nur auf diesem, sondern auch auf dem der anderen Seite Lidschluss hervorrief, während bei normalen Kaninchen dies erst bei recht starken Reizen der Fall ist.

3. Es ist schon von Langendorff erwähnt worden, dass nach halbseitiger Durchschneidung des Kopfmarkes in der Höhe der Calamusspitze auf die noch restirende Athmung Durchschneidung und Reizung beider Vagi von Einfluss ist. Ich habe Prüfungen dieser Art häufig unternommen und dabei feststellen können, dass die durch Durchschneidung des der Operationsseite entgegengesetzten Vagus erzeugte Athemverlangsamung und -vertiefung ganz wie unter normalen Bedingungen gesteigert wurde, wenn der Nerv der operirten Seite durchtrennt wurde. Bei den Reizungsversuchen ergab sich das interessante Resultat, dass die Reizung des Vagus der verletzten Seite zuweilen beträchtlichere Wirkungen auf die Athemfrequenz äusserte, wie die der anderen. Ich bin geneigt, auch hierin ein Symptom zu sehen, das der erwähnten Kopf-Hyperaesthesie als gleichwerthig an die Seite zu stellen ist.

4. Bei den operirten Katzen zeigte sich häufig die Lidspalte auf der operirten Seite enger wie auf der gesunden. Ich glaube, dass auch diese Erscheinung ohne Zwang auf die Hyperaesthesie des ramus ophthalmicus n. trigemini zurückgeführt werden kann.

Auf einige andere, von mir in meiner Dissertation mitgetheilte Nebenerscheinungen, die der Deutung grössere Schwierigkeiten bereiten, will ich hier nicht näher eingehen.

(Aus dem physiologischen Institut in Königsberg i. Pr.)

Mikroskopische Untersuchungen über den Glycogenansatz in der Froschleber.

Von

Dr. **Otto Moszeik,** prakt. Arzt in Weissensee (Thüringen).

Hierzu Tafel IX.

Seit der Entdeckung des Glycogens in den verschiedensten Theilen des thierischen Organismus ist man vielfach bemüht gewesen die Bedingungen zu erforschen, unter welchen ein Ansatz dieses wichtigen Reservestoffes in der Leber erzielt werden könne. Meisten-

Fig. 1.

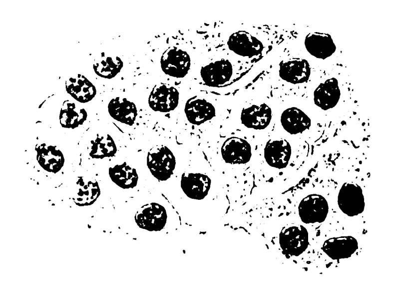


Fig 2.

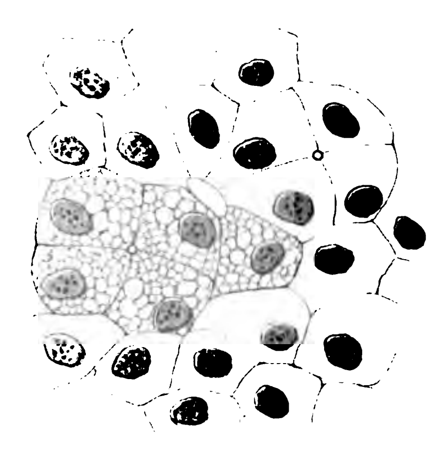
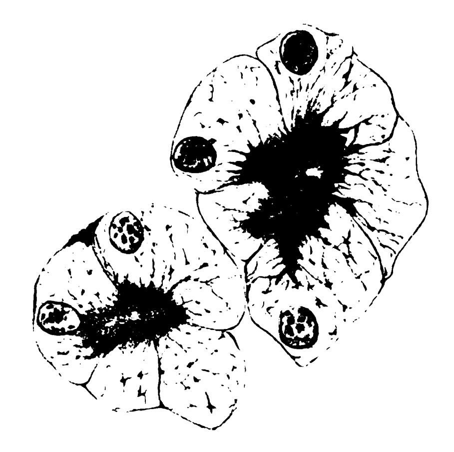


Fig. 3.



Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt Verlag v. Emil Strauss, B…

theils ist die Untersuchung nur eine rein chemische gewesen. Es ist allzubekannt, zu welch' bedeutsamen Ergebnissen dieselbe geführt hat, als dass ich sie hier darzustellen nöthig hätte. Vom morphologischen Gesichtspunkte sind die hier in Betracht kommenden Fragen nur zum Theil und nur in neuester Zeit von wenigen Forschern behandelt worden. Ich erwähne hier Heidenhain, der mit Kayser[1]) und mit Afanassiew[2]) Beobachtungen an Säugethieren gesammelt hat, während Langley[3]), Barfurth[4]) und Langendorff[5]) an der Froschleber experimentirten. Die Untersuchungen der letztgenannten Forscher liessen indess noch mancherlei Fragen offen. Aus verschiedenen Gründen schien mir gerade die grosszellige Froschleber zur Beantwortung solcher besonders geeignet zu sein. Ich experimentirte desshalb an der Leber von Rana esculenta und untersuchte an ihr in Anlehnung an die Erfahrungen Langendorff's einerseits und andererseits an die von Afanassiew den Einfluss der Inanition, sowie verschiedener Fütterungsweisen.

Ich wollte auf diese Weise versuchen mir Auskunft zu schaffen, nicht nur über das Material, aus welchem die Leber ihr Glycogen bildet, sondern auch über die mikrophysiologisch bedeutsamen Veränderungen, welche die Froschleberzelle unter den erwähnten Einflüssen erfährt. Insbesondere habe ich auf die mikroskopische Untersuchung Werth gelegt und die chemische nur als Supplement der ersteren ausgeführt.

Nach erfolgter Publikation meiner Dissertation, deren Inhalt diese Abhandlung im Wesentlichen wiedergiebt, erschienen Untersuchungen von Stolnikow und von Leonard (Archiv für Physiologie herausg. v. du Bois-Reymond. 1887 Supplementbd.). Ich habe dieselben hier nicht mehr berücksichtigen können.

---

1) Hermann's Handbuch, Bd. V, 1. Abth.; auch Breslauer ärztl. Zeitschrift 1879.

2) Pflüger's Archiv, Bd. 30.

3) Preliminary Account of the structure of the cells of the liver and the changes, which take place in them under various conditions. Proceed. of the Royal Society Nr. 220, 1882.

4) Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXV.

5) Arch. f. Anat. u. Phys. 1886, physiol. Abth. Suppl.-Bd.

Meine Versuche zerfielen naturgemäss in drei Stadien:

1. das der Entfernung des Glycogens aus der Leber,
2. das der Verfütterung verschiedener Substanzen,
3. das der chemischen und mikroskopischen Untersuchung.

Demgemäss sollen diese drei Punkte in Folgendem gesondert besprochen werden.

I. Die Entglycogenung der Leber

wurde auf zwei verschiedene Weisen angestrebt:

1. durch Hungernlassen der Thiere,
2. durch Vergiftung mit Strychnin.

Der ersteren Methode haben sich alle bisher namhaft gemachten Autoren bedient; sie ist sicher, wenn die Carenzzeit der Versuchsthiere lange genug bemessen wird. Indess ist die Schwundzeit des Glycogens bekanntlich variabel nach Organ, nach Thierklasse, nach Schnelligkeit des Stoffwechsels, nach Höhe der vorhergehenden Ernährung u. s. w. Für den Frosch speciell kommt noch die Höhe der Umgebungstemperatur hinzu. Luchsinger fand für Kaninchen erforderlich eine Hungerzeit von 4—6, Cl. Bernard von 4—8, Naunyn wenigstens von 6 Tagen, Tscherinoff für Hühner von 3—4 Tagen. Die Leber von mittelgrossen Hunden und Katzen zeigt dagegen noch nach drei Wochen Spuren von Glycogen, und für Sommerfrösche verlangen Luchsinger und Barfurth 3—6 Wochen völlige Abstinenz. Langendorff zeigte, dass es möglich ist einerseits Winterfrösche gewissermassen zu Sommerfröschen zu machen, indem man sie 2—4 Wochen lang im Brütofen einer Temperatur von ca. 30° C. aussetzt, andererseits die völlige Entglycogenung von hungernden Sommerfröschen durch dieses Verfahren schneller hervorzubringen.

Dasselbe wandte ich auch bei den folgenden Versuchen an.

Ein grosses, mit Trockenkammern versehenes Wasserbad wurde zu drei Viertheilen mit Wasser gefüllt, letzteres durch eine kleine Gasflamme constant so hoch erwärmt, dass die darüber stehende Luft 23°—25° C. zeigte. Durch zwei Glasfenster kam den Fröschen Licht zu, wodurch sie zur Bewegung mehr angeregt wurden, was die Entglycogenung entschieden beschleunigt. Höheren Temperaturen als 32° C. durften die Frösche nur vorübergehend ausgesetzt werden, wenn sie nicht darunter leiden sollten. Unter solchen Verhältnissen muss sich ein wohlgenährter Frosch ähnlich verhalten

wie ein hungernder Warmblüter. In der That nimmt das Körpergewicht erheblich ab. An diesem Schwunde ist die Leber in hervorragender Weise betheiligt, und in der Leber ist es wieder das Glycogen, welches dem erhöhten Stoffverbrauch in erster Linie zum Opfer fällt. Nach unseren Untersuchungen ist die Glycogenmenge, welche sich nach zweiwöchentlichem Sitzen im Brütofen von überwinterten oder Sommerfröschen, welche letztere ja ohnehin wenig Glycogen zu führen pflegen, findet, gleich 0 oder doch eine ganz minimale.

Die zweite Art der Entglycogenung bestand in Vergiftung von Fröschen mit Strychnin, welches bei diesen Thieren im Herbst und Winter eine mehrtägige Glycosurie hervorruft. Gürtler[1]) zeigte, dass das Auftreten dieser Glycosurie abhängig sei von dem Vorhandensein von Glycogen in der Leber. So ergaben Versuche an glycogenarmen oder glycogenfreien Sommerfröschen[2]) stets negative Resultate, ebenso an Winterfröschen, die längere Zeit im Wärmekasten gesessen hatten, und schliesslich auch an entleberten Thieren[3]). Langendorff fand dann, wie schon oben erwähnt, nach Ablauf des Diabetes bedeutende morphologische Veränderungen in der Leber, die zu einem Bilde geführt hatten, das von dem einer unvergifteten Leber erheblich abwich. Nach den Beobachtungen Gürtler's liess sich freilich in der Leber von Herbstfröschen, die den Strychnindiabetes überstanden hatten, immer noch eine, zuweilen nicht unbedeutende Quantität Glycogen nachweisen, die durch das Brücke'sche Verfahren rein dargestellt werden konnte; indess war dieselbe gegenüber den Massen, welche in einer normalen Herbstleber anzutreffen waren, gering, und in Lebern von überwinterten Hungerfröschen oder gar Sommerfröschen liessen sich nach dem Ablauf der Glycosurie entweder nur Spuren oder auch die nicht einmal mehr constatiren. Da ich nur überwinterte oder

1) Der Strychnindiabetes, Dissert. Königsberg 1886.

2) Der wenige etwa hier entstehende Zucker wird offenbar bei der höheren Temperatur und der grösseren Beweglichkeit der Thiere verbraucht.

3) Neuerdings hat Röhmann (Bresl. ärztl. Zeitschr. 86) behauptet, dass es ihm gelungen sei, auch an entleberten Fröschen Glycosurie nach Strychninvergiftung zu erzeugen. Zahlreiche Erfahrungen haben Langendorff das Gegentheil gelehrt. Er hält desshalb auch gegenüber R. an seinen früheren Angaben fest.

Sommerfrösche zu meinen Versuchen benutzte, so hatten die minimalen Quantitäten Glycogen, die sich in vereinzelten Fällen noch vorfanden, meistens keine Bedeutung, und ich durfte solche Lebern also als nahezu glycogenfrei betrachten.

Ausgeführt wurde diese Reihe von Versuchen in der nach dem Vorgange von Wittich von Gürtler und Langendorff angewandten Weise. Frisch gefangene Frösche werden auf einen flachen Teller mit etwas Wasser, dem 3—4 Tropfen einer starken, wässrigen Strychninlösung hinzugefügt sind, gesetzt und mit einer Glasglocke bedeckt. Nach fünf Stunden ist meist deutlicher Tetanus vorhanden. Der Harn, dessen Menge oft erheblich vermehrt zu sein schien, wurde durch leichtes Auspressen gewonnen und mit der Trommer'schen Probe auf Zucker untersucht. Nach Ablauf der Glycosurie oder nachdem innerhalb 24 Stunden keine solche aufgetreten war, wurde das Strychninwasser durch reines ersetzt und dann täglich zweimal gewechselt, bis die Versuchsthiere keine erhöhte Reflexerregbarkeit mehr zeigten. Alsdann wurde mit der Fütterung begonnen.

II. Die Fütterung.

a) Gemischte Nahrung. Unter gemischter Nahrung sei hier stets eine solche verstanden, welche im wesentlichen aus Kohlehydraten und Eiweisskörpern zusammengesetzt ist. Ob man mit Barfurth Froschlarven und Brod, oder wie andere Beobachter bei Warmblütern Fleisch, Kartoffeln und Zucker etc. dazu verwendet, dürfte für das Resultat ziemlich nebensächlich sein. Wir benutzten bei unseren Versuchen mit gutem Erfolge mit Mehl gemästete Mehlwürmer oder in HCl gequollenes Fibrin mit Dextrin; letzteres so, dass aus reinem Dextrin mit Wasser ein Teig angeknetet wurde, aus dem dann Pillen von der Grösse einer grauen Erbse geformt wurden. Diese Fütterungsweise wurde gut vertragen.

b) Kohlehydrate. Obwohl von einzelnen Experimentatoren z. B. von Luchsinger und von Hering eine grosse Reihe von stickstofffreien Substanzen als Glycogenbildner bezeichnet wurden, so hat man doch vorzugsweise den Traubenzucker [1])

1) Bei unseren Präparaten wurde die Gegenwart von Eiweiss durch das neg. Ergebniss bei Anwendung des Millon'schen Reagens und der Xanthoproteinprobe ausgeschlossen. Dagegen trat in einer bis zur Syrupdicke konzentrirten Lösung, die mit einem vielfachen Volum Alkohol versetzt war, ein

zur Fütterung gewählt. Auch für meine Zwecke erwies er sich als sehr geeignet.

c) Eiweisskörper. Da es darauf ankam, einen chemisch reinen, leicht zu verfütternden und gut verdaulichen Körper zu benutzen, so wurde Blutfibrin gewählt. Es wurde also bis zur Farblosigkeit ausgewaschenes und ausgepresstes, in Glycerin aufbewahrtes Rinderfibrin 24 Stunden lang in einem Siebe dem Wasserleitungsstrahle ausgesetzt und von Zeit zu Zeit ausgedrückt. Mit diesem Präparate wurden anfangs mehrere Thiere bei gutem Erfolge gefüttert; als jedoch zwei Frösche ohne etwas verdaut zu haben zu Grunde gegangen waren, wurde das ausgewaschene Fibrin erst circa eine Stunde lang in $^2/_{10}$ % Salzsäure zu einer Gallerte quellen gelassen, abgespült und dann verfüttert. So präparirt wurde es im Magen schnell verflüssigt und, wie die Untersuchung des Darminhaltes ergab, resorbirt.

Die Fütterung wurde im allgemeinen täglich, nur bei gemischter Nahrung einen Tag um den andern vollzogen. Nach derselben wurden die Versuchsthiere in den Keller gebracht, wo sie bei einer Temperatur von circa + 7 bis 10° C. im Dunkeln bis zur nächsten Fütterung verblieben.

Auf diese beiden Punkte, Dunkelheit und niedere Temperatur, wurde ein entschiedenes Gewicht gelegt. Es kann nämlich keinem Zweifel unterliegen, dass bei den nicht im Winterschlafe befindlichen Thieren das Glycogen, welches nach einer Fütterung im Organismus gebildet wird, parallel mit der Bildung durch Muskelaktion verbraucht wird. Werden Fütterungsversuche im Sommer angestellt, und sorgt man nicht für möglichste Abhaltung von Wärme und anderweitiger Anregung zur Muskelthätigkeit, so wird man trotz einer, vielleicht reichlichen Glycogenbildung wenig oder nichts davon in der Leber aufgespeichert finden. So erklären sich vielleicht die negativen Resultate, wie sie mitunter Barfurth (s. o.) nach Verabfolgung gemischter Nahrung erhielt. Wird dagegen die

---

Niederschlag auf, welcher sich in Kurzem als eine klebrige in H_2O gut lösliche Masse an den Wänden des Reagensglases festsetzte. Da bei Zusatz von Jod keine Färbung stattfand, so konnte das vorhandene Dextrin also nur Achroodextrin sein, dessen Vorhandensein für unsere Versuche, bei denen quantitative Glycogenbestimmungen nicht vorkamen, natürlich gleichgültig sein musste.

Muskelaktion und damit der Stoffumsatz der Versuchsthiere durch künstliche Entziehung von Licht und Herabsetzung der Aussentemperatur unter das gewöhnliche Niveau gebracht, so wird es bei geeigneter Fütterung zum Ansatz von Glycogen kommen können. Wie sehr diese beiden Factoren auf den Glycogenverbrauch ein wirken, sehen wir z. B. aus dem Versuche Gürtler's (l. c.), der, als er frischgefangene Sommerfrösche mit vollem Magen auf Eis brachte und mehrere Tage dort hielt, so viel Glycogen in den Lebern zu sparen vermochte, dass ein Diabetes bei Strychninvergiftung zu Stande kam, was unter gewöhnlichen Verhältnissen in der gleichen Jahreszeit nie der Fall war. Allerdings darf nicht übersehen werden, dass dieselben Bedingungen möglicherweise auch die Verdauung und Resorption der Nahrung beeinträchtigen; doch schienen mir die Vortheile des Verfahrens die Nachtheile zu überwiegen.

Die Dauer der Fütterung war verschieden und bei den einzelnen Thieren meist von äusseren Umständen abhängig; jedenfalls erstreckte sie sich über mehrere Tage und selbst Wochen. Eine eigene kleine, leider nicht genügend vollständige Versuchsreihe, die später angeführt werden soll, hat uns schliesslich über die zum Glycogenansatz nothwendige Zeit interessante Andeutungen ergeben.

III. Die Untersuchung der Leber.

Sie war zum Theil chemisch, zum Theil mikroskopisch.

a) Chemische Untersuchung.

Die chemische Untersuchung wurde, obwohl eine quantitative sehr erwünscht gewesen wäre, dennoch nur qualitativ ausgeführt, und zwar deshalb, weil sowohl die Froschleber, zumal in Fällen geringen Glycogengehaltes, zu kleine Verhältnisse für die Verwerthung geringer Mengenschwankungen bietet — ein Uebelstand, dem freilich durch gleichzeitige Verarbeitung mehrerer Lebern hätte abgeholfen werden können —, als auch ein grösserer Theil für das Studium der morphologischen Veränderungen, auf die ich ja den Hauptwerth legen wollte, reservirt werden musste. Der Nachweis vorhandenen Glycogens wurde auf folgende Weise geführt. Die möglichst schnell herauspräparirte Leber wurde mit der Gallenblase zwischen zwei tarirten Uhrschälchen gewogen, von letzterer befreit und in eine Schale siedenden Wassers gethan;

nach tüchtigem Aufkochen wurde das Wasser in ein anderes Gefäss gegossen und die zurückgebliebene Leber mit einem Porzellanpistill zum feinen Schlamm zerrieben und mit dem ursprünglich benutzten Wasser wieder lange Zeit ausgekocht. Jetzt wurden einige Tropfen verdünnter Essigsäure bis zu schwach saurer Reaction zugesetzt, das Ganze noch einmal aufgekocht und filtrirt, das Filtrat eventuell noch bis zu einem ganz geringen Volumen eingeengt. Zur Anstellung der Jodreaction wurden zwei gleich weite Reagensgläser mit je 5 ccm einer weingelben Jodjodkaliumlösung gefüllt und dann das eine mit zwei bis drei Tropfen des obigen Filtrates versetzt, während das andere zum Vergleiche diente. Handelte es sich um spurweise Mengen Glycogen, so war der Zusatz von etwas starker Kochsalzlösung nach Nasse's Empfehlung von grossem Nutzen; es trat bei dieser Modification der Probe oft noch deutliche Braunfärbung auf, wo die auf gewöhnliche Weise angestellte Reaction keinen Erfolg gab. Nur in Ausnahmefällen wurden neben Opalescenz und Braunfärbung bei Jodzusatz andere Kriterien (Saccharificirung durch Speichel, Fällbarkeit durch Alkohol) zur Diagnose des Glycogens herangezogen.

b) Mikroskopische Untersuchung.

Dass die morphologische Untersuchung der Leber für meinen Zweck die wichtigste war, wurde schon oben betont. Sie sollte im Anschluss an die Seite 557 citirten Autoren die Frage entscheiden, ob es möglich sei, den neuen Ansatz von Glycogen in einer glycogenfreien Leber aus dem mikroskopischen Bilde allein feststellen, und die anderweitigen Unterschiede der Structur constatiren, die sich bei den einzelnen Fütterungsweisen vorfinden würden. Ich gab auch der Hoffnung Raum, etwas über die Genese der morphologischen Veränderung zu erfahren.

Die angewandte Technik war folgende: Die möglichst rasch dem getödteten Thiere entnommenen Leberstücke wurden zum Zwecke der Fixirung und Härtung auf verschiedene Weise behandelt. Ein Theil kam sofort in 96 % Alkohol, um später das bei glycogenreichen Lebern so prägnante optische Verhalten der Leberzellen feststellen und die Jodglycogenreaktion mikrochemisch vornehmen zu können. Letztere wurde so ausgeführt, dass man möglichst feine Schnitte in einem Tropfen Lugol'scher Lösung + Glycerin oder im Ehrlich'schen Jodgummischleim auf den Objectträger brachte. Nach einer Einwirkung des Jodes auf den

Schnitt von etwa fünf Minuten wird ein Deckglas aufgelegt und untersucht. Glycogenhaltige Zellen färben sich intensiv rothbraun, glycogenfreie hellgelb; der Kern wird auch in den ersteren gelb.

Als fernere Härtungsmittel wurden angewendet: 1. 1% Osmiumsäure, 2. Sublimat in der Wärme und 3. ein Gemisch von 1% Osmiumsäure, 0,5 bis 1% Chromsäure, einigen Tropfen Essigsäure oder auch ohne letztere. Die betreffenden Leberstücke blieben in der Regel 24 Stunden lang in der Lösung, wurden dann ausgewässert und in Alkohol gebracht. Es stellte sich indess bei Benutzung von Osmiumsäure bald eine Reihe von unangenehmen Wirkungen, besonders Quellungserscheinungen ein, welche uns veranlassten der längst bewährten Chromsäure den Vorzug zu geben. Diese 0,25% lieferte, wenn nach 24 Stunden eine zweistündige Auswässerung mit häufigem Wasserwechsel folgte und mit Alkohol nachgehärtet wurde, oft vorzügliche Bilder, welche die Details in möglichster Feinheit erkennen liessen. Die Anfertigung der Schnitte geschah zum Theil mit der freien Hand, zum Theil mit dem Mikrotom; zu letzterer wurde eine Paraffineinbettung erforderlich. Die möglichst kleinen Leberstücke wurden zu dem Ende aus Alkohol in warmes Xylol übertragen und nach einer Stunde in ebensolches Xylolparaffin; nach halbstündigem Verweilen in demselben kamen sie in geschmolzenes Paraffin mit der constanten Temperatur von 46—47° C. Nach dreiviertel Stunden wurde das Paraffin erstarren gelassen und am nächsten Tage zur Anfertigung mikroskopischer Präparate durch das Mikrotom geschritten. Die Schnitte wurden durch Xylol vom Paraffin befreit und nach Entfernung des Xylols durch Alkohol mit verschiedenen Farbstoffen behandelt. Angewandt wurden ammon. Carmin, Purpurin, Dahlia, Eosin etc., ohne dass diese Farbstoffe besondere Vortheile geboten hätten. Das Beste leistete Heidenhain'sches Hämatoxylin oder eine Hämatoxylinlösung nach Friedländer[1]), die concentrirt benutzt eine 30—40 Minuten dauernde Einwirkung verlangte. Solche Schnitte

---

1) Friedländer: Mikroskop. Technik, 1. Aufl. S. 43.

Rp. Haematoxylin } aa 2,0
Alaun }
Alkohol }
Glycerin } aa 100.
aqu. dest. }

wurden alsdann in Nelkenöl aufgehellt und in Xylolbalsam eingeschlossen.

Um über die Grössenverhältnisse der Zellen in den verschiedenen Lebern nähere Aufschlüsse zu erhalten, wurden in den meisten Fällen vermittelst eines Hartnack'schen Zeichenprismas die Conturen einzelner gut begrenzter und für das betreffende Präparat typisch erscheinender Zellen aufgenommen. Die Messungen wurden fast ausschliesslich an Chromsäure- oder Sublimatpräparaten ausgeführt. Als Massstab diente ein Objektivmikrometer von Zeiss (ein Millimeter in hundert gleiche Theile getheilt), welcher bei der gleichen Vergrösserung ebenfalls auf Papier gezeichnet war. Zur Ausmessung wählte ich stets die grössten Zellendurchmesser, die auf der Zeichnung zu finden waren. Selbstverständlich gebe ich zu, dass die angestellten Vergleiche in verschiedenen Fällen sehr unähnliche Resultate ergeben können, dass also die angewandte Methode auf Genauigkeit durchaus keinen Anspruch machen kann; indess waren die Unterschiede der Grössenverhältnisse zuweilen so bedeutend, dass Zahlangaben selbst bei breiten Fehlergrenzen von Werth sein dürften. Auch die Umrisse der Kerne wurden meist eingezeichnet. Ein anderes Mittel, das freilich ähnliche Mängel hat, bei den bedeutenden Differenzen zwischen Hunger- und Mastungsleber aber auch mit gutem Erfolge hätte angewandt werden dürfen, wäre das Zählen der Kerne in den Gesichtsfeldern von zwei verschiedenen Präparaten gewesen. Betrachtet man nämlich das Schnittbild einer Hungerleber und das einer gut genährten, so fällt auf den ersten Blick die Spärlichkeit der Kerne in der einen, der Reichthum an solchen in der anderen in's Auge. Natürlich hängen diese Unterschiede mit den Grössendifferenzen der Leberzellen eng zusammen.

In zwei Fällen meiner Versuche wurde, um dieselbe Leber vor und nach der Fütterung vergleichen zu können, ein Stückchen der betreffenden Leber vor dem Versuchsbeginn exstirpirt und dann chemisch wie mikroskopisch untersucht. Die Operation geschah in der Weise, dass, nachdem durch einen Schnitt ein wenig links von der Medianlinie (um die grosse Abdominalvene zu schonen) die Bauchhöhle eröffnet war, ein Leberlappen durch leichten Druck durch die Wunde herausgedrängt, mit einer Ligatur abgebunden und durch die Scheere abgetrennt wurde. Dann wurde der Stumpf des Lappens reponirt, die Muskelwunde exact genäht und die Haut

darüber vereinigt. Die Fütterung begann, nachdem das Thier sich von dem operativen Eingriff erholt hatte, was bald der Fall war.

Zum Schluss wäre noch zu erwähnen, dass in den meisten Fällen bei der Untersuchung eines Frosches das Gewicht desselben gleich nach der Tödtung, die ohne Dekapitation durch Ausbohrung des Rückenmarkes mit möglichst wenig Blutverlust vollzogen wurde, registrirt wurde. Dasselbe geschah mit der Leber, so dass also das relative Lebergewicht festgestellt werden konnte. Im übrigen wurde bei jeder Sektion stets auch auf den Befund im Magen und Darm geachtet, um über eingetretene oder ausgebliebene Resorption der zugeführten Futtermengen ein Urtheil zu haben.

In Nachfolgendem theile ich die von mir gewonnenen Protocolle und einige von Herrn Professor Langendorff, die mir derselbe zur Verwerthung gütigst überlassen hat, mit, um dann die Diskussion der Resultate daran anknüpfen zu können.

Vorangestellt ist eine Untersuchung der nicht gemästeten Leber, eine grosse Anzahl anderer, gleichartiger, die hier nicht mitgetheilt sind und bei denen noch die Zellgrösse berücksichtigt wurde (s. später), ergab dieselben Resultate.

I. Versuch ohne Nahrung.

Frosch 1 wird am 2. April 1887 in den Brütofen gesetzt, am 19. April getödtet[1]). Gewicht 24,65 g. Magen und Darm sind leer, nur im rectum befindet sich etwas eingedickte Galle. Fettkörper[2]) ausserordentlich atrophisch, von gelbrother Farbe; die Leber ist klein, dunkelbraun, parasitenhaltig. Gewicht derselben 0,55 g. Ein Stück wird in eine Mischung von 1 % Osmiumsäure + 0,5 % Chromsäure gethan, der Rest chemisch untersucht. Das Decoct giebt selbst nach starkem Eindampfen mit Lugol'scher Lösung keine Jodglycogenreaction; erst bei Zusatz von NaCl nach Nasse tritt eine deutliche Braunfärbung ein. Zur mikroskopischen Untersuchung wird eines der conservirten Stücke der Leber in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. Mit Hämatoxylin gefärbte Präparate bieten

1) Ich bemerke noch einmal, dass die betreff. Frösche, soweit nicht das Gegentheil angegeben ist, nicht frisch gefangen waren, sondern dass sie im Laboratorium ohne Nahrung überwintert hatten.

2) Nach Wiedersheim's Vorschlag (Anatomie des Frosches von Ecker), welcher zum Studium des Stoffwechsels am Frosche die Beachtung des Fettkörpers empfiehlt, wurde in den meisten Fällen auf den Fettkörper auch Rücksicht genommen, ohne dass indess detaillirtere Untersuchungen daran geknüpft worden wären.

folgendes Bild: Die Zellen sind ausserordentlich klein, die Grenzen derselben meist schlecht zu unterscheiden; der Kern nimmt den grössten Theil der Zelle ein und zeigt viele Kernkörperchen. Der Zellleib ist vollständig angefüllt mit grobkörnigem Protoplasma, an dem sonstige Structuren nicht wahrzunehmen sind.

II. Fütterung mit gemischter Nahrung.

Frosch 2 vom 27. März bis 28. April 1886 im Brütofen, von da an mit Mehlwürmern, vom 18. bis 25. Mai mit Fibrin, von da ab bis zur Tödtung mit Fibrin und Dextrin gefüttert. Letztere fand am 9. Juni statt. Der Frosch ist mittelgross, gut genährt, kräftig, Leber gross, braungrau, trübe. Magen und Darm prall gefüllt, letzterer mit halbflüssigen weisslichen Massen. Fettkörper mässig entwickelt. Ein Theil der Leber wird zerkocht, das Decoct ist opalescent und giebt kräftige Jodglycogenreaction, der Rest wird in Chromsäure und in Sublimat gehärtet. In den Schnittpräparaten sind Zellen und Kerne sehr gross, erstere bis 65 μ, letztere bis 17 μ. Protoplasma ist nur zum kleinen Theil als dichtes Netzwerk an einem Ende der Zelle abgelagert, im Uebrigen zarte, weite Maschen der von der Centralmasse ausgehenden Fäden, die spärliche Centralmasse ist dicht und liegt weit entfernt vom Kern in der Nähe des Gallenkanälchens.

Frosch 3 seit dem 27. März im Brütofen, vom 28. April an mit Mehlwürmern gefüttert, wird am 21. Juni 1886 getödtet. Kleiner, wohlgenährter Frosch, Magen und Darm gefüllt, Leber ausserordentlich gross, graubraun, theils in Alkohol, theils in Chromsäure. Ein erbsengrosses Stück wird am nächsten Tage aus dem Alkohol entnommen und chemisch untersucht. Das enteiweisste Decoct ist kräftig opalescent und giebt sehr starke Jodglycogenreaction. Mikroskopische Präparate des in Alkohol aufbewahrten Leberlappens zeigen einen grossen Glycogengehalt; die Zellen sind glänzend, haben ein glasiges Aussehen, treten reliefartig hervor, mit Jod behandelt werden die Schnitte dunkelbraun, fast schwarz. Gefärbte Schnitte bieten ein Bild, welches sehr ähnlich ist dem bei Frosch 2 geschilderten. Zellen bis 54 μ gross, Kerne bis 15 μ.

Frosch 4 vom 2. April 1887 im Brütofen, erhält vom 26. April Mehlwürmer bis zum 12. Mai, wo er getödtet wird. Gewicht 37,65 g. Der Magen des Thieres ist sehr voll, so dass offenbar nur sehr wenig verdaut ist. Ein Theil der Mehlwürmer ist vom Magensaft bereits stark angegriffen; die Magenschleimhaut reagirt sauer. Der Darm ist mit Flüssigkeit und Luft angefüllt, im rectum sind Reste der Nahrung vorhanden. Leber schwarzbraun, Gallenblase sehr gross und stark gefüllt. Lebergewicht 1,15 g. Das Decoct eines Stückes Leber, auf ca. 5 ccm eingedampft, enthält durch Zusatz von NaCl gerade noch erkennbare Spuren Glycogen. Ein zweiter Theil der Leber kommt in 1% Osmiumsäure, ein Theil in Alkohol, einer in Chromsäure und Osmiumsäure. Schnitte des Alkoholpräparates lassen mikrochemisch bei Jodzusatz keinen merklichen Glycogenansatz erkennen. Mit dem Mikrotom an-

gefertigte Schnitte zeigen sehr kleine Zellen, welche aus einem Kern mit wenig granulirtem Protoplasma bestehen. Zellgrenzen undeutlich; im Zellleibe finden sich viele Fettklümpchen eingestreut; eine bestimmte Structur des Protoplasmas ist nicht zu erkennen. Zellen bis 26 μ gross, Kern bis 12 μ.

Frosch 5 neu gefangen, wird am 7. Mai 1887 in den Brütofen gesetzt; am 24. Mai wird ihm ein Stück Leber excidirt; ein Theil davon chemisch untersucht zeigt noch spurweisen, durch J + NaCl gerade noch nachzuweisenden Glycogengehalt; ein anderer Theil wird in Chromsäure gethan. Der Frosch erhält zur Nahrung gequollenes Fibrin und Dextrinpillen. Präparate des exstirpirten Stückes zeigen folgendes Bild: Zellen und Kerne sehr klein, letztere bis 8 μ, enthalten viele Kernkörperchen, erstere bis 28 μ gross. Das spärlich vorhandene Protoplasma bildet ein etwas weitläufiges Maschenwerk und an einzelnen Stellen sind Spuren von homogener Interfilarmasse sichtbar. Bei der Fütterung bricht der Frosch öfters, wobei er den Magen invertirt, der dann entweder künstlich oder auch von ihm selbst reponirt wird. Am 3. Juni ist er sehr matt, am Nachmittage regungslos, auf den Rücken gelegt bleibt er liegen; er wird getödtet. Magen und Darm ist fast leer, der Fettkörper ist mässig atrophisch. Die Leber ist hellbraun. Das Decoct eines Lappens, bis auf ca. 15 ccm eingedampft, opalisirt sehr stark, giebt tropfenweise einer weingelben Jodjodkaliumlösung zugesetzt eine dunkelbraune Färbung. Ein Stück in Alkohol, eins in Chromsäure gethan. Mikrochemisch untersucht tritt kräftige Jodglycogenreaction auf. Mit Hämatoxylin gefärbte Präparate zeigen bis 42 μ grosse Zellen, die zum grössten Theil von einer schwach und diffus gefärbten, hyalinen Masse (Paraplasma) eingenommen werden. Die Hauptmasse des Netzwerkes ist spärlich, an einem Orte der Zelle localisirt, der Kern im grössten Durchmesser bis 14 μ betragend, nimmt nur einen kleinen Theil der Zelle ein.

Frosch 6 neu gefangen, vom 7. Mai 1887 im Brütofen, seit dem 24. Mai mit Fibrin und Dextrin gefüttert, wird am 1. Juni getödtet. Gewicht 41,92 g. Der Frosch ist sehr blutreich. Magen und Darm bis zum Ende mit theils flüssigem, theils dickem Brei gefüllt. Fettkörper mässig atrophisch. Leber dunkelbraun, wiegt 1,24 g; ein Lappen chemisch untersucht zeigt reichlich vorhandenes Glycogen. Schon das diluirte Decoct opalisirt sehr stark und giebt bei Jodzusatz kräftige Braunfärbung. Mikrochemisch tritt ebenfalls eine schöne Mahagonifärbung der Zellen auf. Schnitte von dem in Chromsäure gehärteten Stück lassen Zellen bis 40 μ gross erkennen, deren Grenzen scharf sind und mässig reich an Protoplasma. In Glycerin untersuchte Schnitte des Alkoholpräparates bieten das Glycogen der Zellen in Schollen und Körnern dar. Die Kerne sind überall deutlich sichtbar, bis 12 μ gross.

Frosch 7 neu gefangen, am 5. Mai 1887 mit Strychnin 11 Uhr Vormittags vergiftet. Nachmittags 5 Uhr tetanus, Harn nicht zu gewinnen. 6. Mai tetanus, keine Glycosurie. Der Frosch wird in frisches Wasser gesetzt. 7. Mai kein tetanus mehr, Fütterung mit Mehlwürmern bis zum 21. Mai.

Tödtung. Gewicht 45,9 g; Leber dunkelbraun, wiegt 1,26 g. Das Decoct eines Lappens giebt sehr deutliche Glycogenreaction. Ein Lappen in Osmiumsäure, ein zweiter in Alkohol. Schnitte von letzterem zeigen bei Behandlung mit Jodglycerin deutliche Dunkelbraunfärbung des Zellleibes. Präparate in Glycerin untersucht lassen grosse Schollen erkennen, welche den grössten Theil der Zelle einnehmen. Die Zellen sind bis 36 μ, Kerne bis 12 μ gross. Das Protoplasma ist spärlich, Pigment in Menge vorhanden.

Folgender Versuch wurde angestellt, um zu sehen, ob die durch Glycogenschwund verloren gegangene Fähigkeit, in Strychnindiabetes versetzt zu werden, durch Aufnahme von gemischter Nahrung wiedergewonnen werden kann.

Frosch 8 neu gefangen, am 5. Mai 1887, in Strychnin gesetzt Vormittags 11 Uhr; Nachmittags 5 Uhr tetanus, Harn ist nicht zu gewinnen. 6. Mai 11 Uhr Vormittags tetanus, kein Zucker im Harn; der Frosch erhält neues Wasser ohne Strychnin. 7. Mai kein tetanus mehr vorhanden; das Thier wird von nun an mit Mehlwürmern gefüttert. Am 18. Mai wird es von Neuem in Strychninwasser gethan; um 5 Uhr Nachmittags starker tetanus, 3 ccm Harn auf Druck entleert enthalten keinen Zucker. 19. Mai sind noch erhöhte Reflexe da, aber keine Krämpfe mehr. Eine geringe Menge Harn enthält durch die Trommer'sche Probe leicht nachweisbaren Zucker. Der Frosch bleibt am Leben.

III. Fütterung mit Kohlehydraten.

Frosch 9 seit dem 2. April 1887 im Brütofen; am 25. April wird er mit Traubenzucker gefüttert. Während der nächsten Zeit erbricht er einige Male einen grünlichen Schleim, der reichlich Zucker enthält. Am 1. Mai und auch weiterhin ist deutliche Glycosurie zu constatiren [1]). Am 6. Mai Abends 7 Uhr lebt er noch, ist am 7. Mai Morgens indess todt. Section: Magen und Darm sind prall mit Flüssigkeit gefüllt, Fettkörper ganz rudimentär. Die Leber ist dunkelbraun, wird in Alkohol gelegt. Die nachträgliche chemische Untersuchung weist im Decoct eines Stückes einen bedeutenden Glycogengehalt nach. Mikrochemisch ist die Jodglycogenreaction ebenfalls vorhanden. Feine Schnitte in Glycerin untersucht, haben folgendes Aussehen: Zellen bis 40 μ gross sind deutlich mit Glycogenschollen erfüllt, Kerne überall sichtbar bis 15 μ im Durchmesser, in ihrer Umgebung oft etwas Protoplasma.

Frosch 10 seit dem 2. April 1887 im Wärmekasten, wird vom 25. April ab mit Traubenzucker gefüttert. Am 7. Mai wird Glycosurie constatirt, 9. Mai Morgens $1/_2$10 Uhr erhält er die letzte Nahrung, um 1 Uhr wird er getödtet. Befund: Der zuletzt verfütterte Zucker ist im Magen völlig verflüssigt, Magen und Darm prall mit Flüssigkeit gefüllt; Fettkörper kaum

1) Der Harn wurde vorsichtig ausgedrückt, nachdem der Frosch mit Wasser gründlich gereinigt war.

aufzufinden. Der Frosch ist sehr anämisch, nur der Intestinaltractus ist injicirt. Gewicht 29,84 g. Die Leber ist dunkelrothbraun, wiegt 1,27 g. Das Decoct eines Lappens opalisirt deutlich und giebt mit Jod eine kräftige Mahagonibraunfärbung. Ausserdem lässt sich in dem Filtrat eine Spur Zucker nachweisen; der Kupferoxydulniederschlag tritt indessen erst am nächsten Tage deutlich hervor. Die anderen beiden Lappen der Leber werden in ein Gemisch von 2 ccm Chromsäurelösung + 2 ccm Osmiumsäure + 2 Tropfen conc. Essigsäure resp. in Alkohol gebracht. Schnitte von letzterem Präparat geben mikrochemisch starken Glycogengehalt zu erkennen. Die Untersuchung von Schnitten in Glycerin zeigt dasselbe Bild wie bei Frosch 9. Zellen gross, deutlich mit Glycogen in Schollen und Körnern angefüllt, wenig dichteres Protoplasma ist in der Nähe des Kernes. Schnitte in Hämatoxylin gefärbt bekunden im Wesentlichen nichts anderes.

IV. Fütterung mit Fibrin.

Frosch 11 am 29. März 1886 in den Brütofen gesetzt, am 10. Mai herausgenommen und mit rohem Fibrin gestopft, am 1. Juni getödtet. Befund: Leber klein, fast schwarz, in Sublimat und Chromsäure gehärtet; Frosch ist mager, Fettkörper gänzlich atrophisch. Magen mit unverdautem Fibrin angefüllt, Darm prall von Flüssigkeit. Die mikroskopische Untersuchung ergiebt: Die Leberzellen sind weit grösser als die bei Fröschen, welche dieselbe Zeit im Brütofen zugebracht haben und dann nicht gefüttert wurden, bis 34 μ; sie sind mit Protoplasma gefüllt und zeigen sehr schwache Jodglycogenreaction. Das Protoplasma bildet ein zierliches, mässig engmaschiges Netzwerk, das keine lokalen Verdichtungen zeigt; es ähnelt der Centralmasse in den Lebern von Winterfröschen, nur ist es lockerer gewebt. Kern bis 12 μ im D.

Frosch 12 seit dem 29. März 1886 im Wärmekasten, seit dem 10. Mai mit rohem Fibrin gefüttert, wird am 4. Juni getödtet. Section: Magen und Darm gefüllt, reichlich Blut, Fettkörper atrophisch. Lebergrösse mittel, eher klein, Farbe graubraun; ein kleiner Lappen in Sublimat zur mikroskopischen Untersuchung, der Rest zerkocht. Im concentrirten Leberdecoct ist kräftige Jodglycogenreaktion bei Zusatz von Lugol'scher Lösung vorhanden (kein Zucker). Die Glycogenmenge ist anscheinend gering, ihre Anwesenheit aber zweifellos. Der mikroskopische Anblick ist dem des Frosches 11 durchaus ähnlich; zartes nicht allzu enges protoplasmatisches Netzwerk wie 11.

Frosch 13, Frosch 14 vom 2. April 1887 im Brütofen, werden vom 26. bis 29. April resp. 6. Mai mit rohem Fibrin gefüttert und sterben. Section ergiebt colossal gefüllte Mägen; offenbar ist nichts verdaut. Chemisch und mikroskopisch ist ein Glycogengehalt der Leber nicht zu constatiren.

Frosch 15 seit dem 2. April 1887 im Wärmekasten, wird seit dem 2. Mai mit gequollenem Fibrin gefüttert, am 17. Mai getödtet. Magen und Darm sind bis zum rectum mit halb und ganz verdauten Fibrinmassen ge-

füllt; Fettkörper sehr klein, goldgelb (mikroskopisch zeigen sich in ihm ausserordentlich spärliche grössere Fetttropfen, sehr zahlreiche kleine glänzende, rothgelb gefärbte, welche an die Oelkugeln der Vogelretina erinnern). Gewicht des Frosches 35,1 g, Leber klein, ganz dunkel, fast schwarz, Gewicht 0,73 g. Gallenblase durch Secret stark ausgedehnt. Das auf 10 ccm eingedampfte Decoct eines Lappens giebt mit Jod nach Zusatz von NaCl spurweise Rothbraunfärbung. Ein zweiter Lappen wird in Osmiumsäure, ein dritter in Alkohol gehärtet. Mikrochemisch ist die Jodglycogenreaction nicht nachweislich; Osmiumsäurepräparate in Glycerin zeigen kleine Zellen (bis 26 μ), die zum grössten Theile vom Kern (bis 10 μ) eingenommen sind und im Uebrigen völlig mit Protoplasma angefüllt sind, welches granulirt ist, eine besondere Structur aber nicht erkennen lässt.

Frosch 16 neu gefangen, am 7. Mai 1887 11 Uhr Vormittags in Strychnin gesetzt. Nachmittags 5 Uhr tetanus und Zucker im Harn; der Frosch erhält neues Wasser. 8. Mai Vormittags keine Krämpfe mehr vorhanden, der Frosch wird mit gequollenem Fibrin gefüttert. Am 22. Mai ist er sehr matt, am 23. todt. Befund: Im Magen finden sich halbverdaute Fibrinmassen und zwei kleine Käfer, der Darm ist halb gefüllt. Gewicht 59,4 g. Leber hellbraun, wiegt 1,96 g. Im Decoct eines Lappens ist auch bei Zusatz von NaCl kein Glycogen nachzuweisen. Ein Lappen in Alkohol. Die Untersuchung von in Hämatoxylin gefärbten Schnitten ergiebt Zellen bis 30 μ gross, die völlig von einem undeutlichen Netzwerk protoplasmatischer Fäden erfüllt sind. Im Vergleich zu den Zellen ist der Kern gross, bis 12 μ im Durchmesser.

Frosch 17 neu gefangen, vom 7. Mai 1887 im Brütofen, erhält seit dem 24. Mai gequollenes Fibrin. Getödtet am 3. Juni, wiegt 28,87; er ist sehr anämisch, Magen und Darm gefüllt bis zum rectum mit halb und ganz flüssigem Inhalt. Fettkörper sehr atrophisch, citronengelb. Leber schwarzbraun, wiegt 0,56 g. Glycogen ist im Decoct eines Stückes durch Zusatz von Jod und Kochsalz gerade noch nachzuweisen. Ein Lappen in Alkohol, einer in Chromsäure. Schnitte von ersterem Präparate lassen mikrochemisch keinen Glycogengehalt erkennen. Mit Hämatoxylin gefärbte Schnitte in Kanadabalsam untersucht zeigen ein deutliches protoplasmatisches Netzwerk ohne verdichtete Stellen, welches die ganze Zelle ausfüllt.

Frosch 18 neu gefangen, vom 7. Mai 1887 im Brütofen, seit dem 24. Mai mit gequollenem Fibrin gefüttert, wird am 6. Juni getödtet. Gewicht 26,73 g. Befund: Grosse Anämie in allen Geweben. Magen und Darm halb gefüllt mit Fibrinresten, Fettkörper sehr klein, orangegelb. Leber schwarzbraun, wiegt 1,04 g. Das Leberdecoct eines Stückes opalisirt ein wenig, bei Jod- und Kochsalzzusatz tritt die Glycogenreaction spurweise auf. Ein Lappen in Alkohol. Schnitte ergeben keine mikrochemische Reaction auf Glycogen. Ein Lappen in Chromsäure; Präparate davon zeigen ein Bild, das ganz ähnlich dem der Leber von Frosch 17.

Frosch 19 neu gefangen, wird am 7. Mai 1887 Vormittags 11 Uhr in Strychninwasser gesetzt; Nachmittags 5 Uhr tetanus und Zucker im Harn,

der Frosch erhält reines Wasser. Am 9. Mai hat er keine Reflexkrämpfe mehr und wird nun täglich mit gequollenem Fibrin gefüttert. Am 23. Mai Nachmittags ist er sehr matt, wird in Folge dessen getödtet. Gewicht 68,2 g. Magen erfüllt mit fast ganz verflüssigten Fibrinmassen, Darm stellenweise auch voll, alle Organe blutreich. Die Leber ist dunkelbraun, wiegt 2,24 g, ein Theil chemisch verarbeitet zeigt Spuren von Glycogen. Der zweite Lappen kommt in Osmiumsäure, der dritte in Alkohol. Im Präparate, das in Osmiumsäure und Alkohol gehärtet und in Glycerin untersucht wird, sind die Zellen erheblich grösser als bei einem Frosche, der nach der Strychninvergiftung nicht gefüttert wurde (Frosch 21), sie betragen im Durchmesser 30 μ, die Kerne bis 13 μ. Der Zellleib zeigt feine Granulationen, ohne dass man ein Netzwerk erkennen könnte, dazwischen Haufen von Fetttröpfchen zerstreut. Paraplasma ist nicht deutlich. Mikrochemisch ist keine Jodglycogenreaction vorhanden.

Frosch 20 neu gefangen, am 7. Mai 1887 in den Wärmekasten gesetzt. Am 24. Mai wird ihm ein Stück Leber excidirt. Im Decoct eines Theiles desselben lässt sich auch bei stärkster Eindampfung und Zusatz von NaCl keine Spur Glycogen nachweisen; ein Stückchen des exstirpirten Lappens wird in Chromsäure gehärtet. Präparate davon in Hämatoxylin gefärbt und in Balsam untersucht zeigen kleine Zellen, bis 21 μ, die zum grössten Theil von dem Kerne (12 μ) eingenommen sind. Der Rest der Zelle besteht aus Protoplasma, das ein zierliches, mässig dichtes Maschenwerk bildet. Der Frosch wird täglich bis zum 30. Mai mit gequollenem Fibrin gefüttert; an diesem Tage ist er etwas matt und wird getödtet. Grosse Anämie, Fettkörper atrophisch, Leber schwarzbraun. Die chemische Untersuchung constatirt die völlige Abwesenheit von Leberglycogen; ein Lappen in Chromsäure, einer in Alkohol. Mit Hämatoxylin gefärbte Chromsäurepräparate zeigen fast dasselbe Bild, wie es am Probelappen beschrieben wurde, nur sind die Zellen im Vergleich zu jenen entschieden grösser, bis 30 μ, die Grenzen derselben deutlicher. Das Netzwerk ist auch hier gut zu erkennen. Kerne bis 12 μ gross.

V. Versuch mit Strychninvergiftung ohne folgende Fütterung[1]).

Frosch 21 neu gefangen, am 5. Mai 1887 in Strychninwasser gesetzt 11 Uhr Vormittags. Nachmittags 5 Uhr tetanus. 6. Mai tetanus, aber keine Glycosurie, der Frosch wird in neues, reines Wasser gebracht. Am 7. Mai hat er noch geringe Reflexkrämpfe, am 8. nicht mehr; am 21. wird er getödtet. Gewicht 29,31 g, Leber schwarzbraun, wiegt 0,64 g. Selbst bei Zusatz von NaCl tritt die Jodglycogenreaction nicht auf. Ein Lappen in Osmiumsäure, einer in Alkohol. Präparate aus ersterer in Glycerin geben folgendes Bild:

1) Frosch 21 sollte zum Vergleich dienen zu 7, 8, 16, 19, die nach der Vergiftung mit Fibrin resp. gemischter Nahrung gefüttert wurden; auch hier ist eine Reihe anderer gleichartiger Versuche nicht mitgetheilt.

Zellen klein, bis 24 μ gross, ganz von Protoplasma erfüllt, keine Schollen sichtbar. Der Kern bis 10 μ gross, nimmt dsn grössten Theil der Zelle ein. Mikrochemisch ist Glycogen ebenfalls nicht nachzuweisen.

VI. Versuche, die über die Schnelligkeit des Glycogenansatzes Aufschluss geben sollten.

Frosch 22 am 25. Mai 1887 in den Brütofen gethan, wird den 21. Juni herausgenommen und erhält an diesem Tage, wie an den folgenden gemischte Nahrung (Fibrin + Dextrin + Zucker). Am 22. Juni Nachmittags 5 Uhr wird er getödtet. Magen voll von einem flüssigen Brei, ebenso das Ende des Darmes. Fettkörper sehr atrophisch. Gewicht 20,58 g. Leber sehr klein, schwarzbraun, wiegt 0,52 g, theils in Alkohol, theils in Chromsäure gehärtet. Das Decoct eines Lappens giebt mit Jod noch gerade wahrnehmbare Glycogenreaction. Chromsäurepräparate in Glycerin untersucht zeigen kleine Zellen bis 19 μ im D., ganz oder fast völlig mit dichten protoplasmatischen Massen erfüllt. Die Zellgrenzen sind oft verwaschen, Kerne gar nicht, oder schwer sichtbar, bis 8 μ gross.

Frosch 23 seit dem 25. Mai im Wärmekasten, wird vom 21. Juni ab bis zum 28. Juni mit gemischter Nahrung gefüttert; er erbricht öfter, bekommt desshalb vorzugsweise Stückchen Traubenzucker, die er bei sich behält. Am 28. Juni 7 Uhr Nachmittags getödtet. Magen und Darm prall gefüllt mit Flüssigkeit. Gewicht 31,57 g. Leber dunkelbraun, wiegt 0,82 g. Das Decoct eines Stückchens giebt kräftige Jodglycogenreaction, opalisirt stark. Schnitte eines in Alkohol gehärteten Lappens in Glycerin zeigen das Glycogen zum Theil in grossen Schollen, die einen erheblichen Theil der Zelle einnehmen. Präparate aus der Chromsäure lassen Zellen von nur geringer Grösse, bis 28 μ im Durchmesser erkennen, scharf begrenzt wie die Kerne, die überall deutlich (10 μ). Protoplasma ist wenig vorhanden und lässt eine deutliche Structur nicht erkennen.

Frosch 24 seit dem 25. Mai im Wärmekasten, erhält vom 21. Juni ab gemischte Nahrung wie Frosch 23; auch er erbricht anfangs häufig. Am 1. Juli wird er getödtet, wiegt 27,31 g. Magen und Darm mit Flüssigkeit gefüllt, Fettkörper sehr atrophisch. Leber dunkelbraun, wiegt 1,1 g. Das Decoct eines Lappens ist sehr glycogenhaltig. Ein Theil in Alkohol, einer in Chromsäure. Präparate von ersterem kennzeichnen sich als glycogenhaltig durch Auftreten von Schollen bei der Untersuchung in Glycerin. Im Uebrigen das Bild wie bei Frosch 23 [1]).

Die in diesen Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

---

1) Leider erlaubte es die mir zu Gebote stehende Zeit nicht diese Versuchsreihe vollständiger zu gestalten.

Tabelle.

Versuchs-Nr.	Dauer der Erwärmung resp. Strychninvergiftung.	Art und Dauer der Fütterung.	Absolutes Gewicht der Leber[3]).	Chemische Untersuchung auf Glycogen.	Mikroskopische Untersuchung.	Maximale Zellengrösse.	MaximaleTerngrösse.
1	17 Tage	Keine Fütterung	0,55	Deutliche Reaktion bei Zusatz von NaCl zur Jodprobe	Kleine Zellen, Grenzen schlecht zu erkennen, wenig Protoplasma . . .	—	—
2	32 Tage	Gemischte Nahrung 21 Tage	—	Opalescenz und kräftige Jodglycogenreaktion	Grosse Zellen, scharfe Grenzen. Protoplasma als dichtes Netzwerk in einem Theile der Zelle, sonst weite Maschen. Dazwischen viel Paraplasma. Kerne gross und deutlich .	65 µ	17 µ
3	32 Tage	Gemischte Nahrung 54 Tage	—	Kräftige Opalescenz, sehr starke Jodreaktion	Zellen der Alkoholpräp. gross, scharf konturirt. Inhalt glänzend, von glasigem Aussehen, reliefartig wenig Protopl., an einer Stelle lokalisirt .	54 µ	15 µ
4	24 Tage	Gemischte Nahrung 16 Tage	1,15	Jodreaktion durch Zusatz von NaCl noch gerade zu erkennen	Kleine Zellen, fast ganz vom Kern ausgefüllt, wenig granulirtes Protoplasma. Zellgrenzen undeutlich .	26 µ	12 µ
5	17 Tage	Gemischte Nahrung 9 Tage	—	Starke Opalescenz, dunkelbraune Jodreaktion	Grosse Zellen, das Protoplasma-Netzwerk an einer Stelle dicht, viel Paraplasma. Der Kern nimmt einen kleinen Theil der Zelle ein . . .	42 µ	14 µ
6	17 Tage	Gemischte Nahrung 7 Tage	1,24	Starke Opalescenz, kräftige Glycogenreaktion mit Jod	Die Zellen scharf begrenzt, Glycogen in Schollen und Körnern, wenig Protopl., viel Parapl. Kerne deutlich .	40 µ	12 µ
7	Strychnin; keine Glycosurie	Gemischte Nahrung 14 Tage	1,26	Deutliche Glycogenreaktion	Zellen von mässiger Grösse mit spärlichem Protopl., viel Parapl., darin grosse Schollen, viel Pigment . . .	36 µ	12 µ
8	Strychnin; keine Glycosurie	Gemischte Nahrung 11 Tage	—	—	Bekommt, nach der Fütterung wieder vergiftet, Glycosurie	—	—
9	23 Tage	Kohlehydrate 12 Tage	—	Viel Glycogen	Zellen deutlich mit Glycogenschollen angefüllt, Kerne überall sichtbar, wenig Protoplasma	40 µ	15 µ
10	23 Tage	Kohlehydrate 15 Tage	1,27	Kräftige Mahagonifärbung bei Jodzusatz	Zellen gross, mit Glycogen in Schollen und Körnern gefüllt, wenig Protopl., oft in der Nähe des Kerns	—	—

11	42 Tage	Fibrin 21 Tage	—	Schwache, mikrochemische Glycogenreaktion	Zellen angefüllt mit Protoplasma, das ein enges zierliches Maschenwerk bildet ohne lokale Verdichtungen, kein Paraplasma deutlich sichtbar . . .	34 μ	12 μ
12	42 Tage	Fibrin 24 Tage	—	Kräft. Glycogenreakt. im concentrirten Decoct	Das Bild dem von Frosch 11 sehr ähnlich, zartes, aber nicht allzu enges protoplasmatisches Netzwerk . . .	—	—
1)	—	—	—	—	—	—	—
15	30 Tage	Fibrin 15 Tage	0,73	Mit Jod nach Zusatz von NaCl spurweise Braunfärbung	Zellen zum grössten Theil vom Kern eingenommen, fast voll von Protopl. ohne besondere Struktur	26 μ	10 μ
16	Strychninvergiftung Glycosurie	Fibrin 14 Tage	1,96	Kein Glycogen	Zellen von einem undeutl. Netzwerk protoplasmatischer Fäden erfüllt. Kerne nehmen einen grossen Theil der Zelle ein	30 μ	12 μ
17	17 Tage	Fibrin 9 Tage	0,56	Glycog. durch Jod+NaCl-zusatz noch nachzuweisen	Zellen zeigen ein deutliches protoplamatisches Netzwerk, das die ganze Zelle erfüllt	—	—
18	17 Tage	Fibrin 12 Tage	1,04	Spurweise Jodglycogenreaction bei NaCl-zusatz	Das mikroskopische Bild dem von Frosch 17 ganz ähnlich	—	—
19	Strychninvergiftung, Zucker im Harn	Fibrin 14 Tage	2,24	Spuren Glycogen	Die Zellen zeigen feine Granulationen ohne erkennbares Netzwerk. Paraplasma nicht sichtbar	30 μ	13 μ
20	17 Tage	Fibrin 6 Tage	—	Kein Glycogen	Die Zellen zum grossen Theil vom Kern erfüllt, der Rest bestehend aus einem zierlichen Netzwerk von Protoplasma. Grenzen deutlich	29 μ	12 μ
21	Strychninvergiftung, keine Glycosurie	Keine	0,64	Kein Glycogen	Zellen ganz von Protoplasma erfüllt, keine Schollen sichtbar, der Kern nimmt den grössten Theil der Zelle ein . .	24 μ	10 μ
22	28 Tage	Gemischte Nahrung 2 Tage	0,52	Jodglycogenreaktion äusserst schwach	Zellen angefüllt mit dichtem protoplasmatischem Netzwerk, Grenzen oft undeutlich, Kerne undeutlich . . .	19 μ	8 μ
23	28 Tage	Gemischte Nahrung 7 Tage	0,82	Kräftige Jodglycogenreaktion	Scharf begrenzte Zellen, wenig Protoplasma ohne deutliche Struktur, Kerne scharf konturirt. Glycogen in Schollen	28 μ	19 μ
24	28 Tage	Gemischte Nahrung 9 Tage	1,1	Viel Glycogen	Das mikroskopische Bild sehr ähnlich dem von Frosch 23	—	—
25 2)	Keine Erwärmung, normaler Herbstfrosch	Keine	—	—	Normales Bild der Herbstleber . .	65 μ	16 μ

1) 13 und 14 starben (s. Protokoll). 2) Dieser Versuch, der sich in den Protokollen nicht findet, ist hier nur angeführt, um ein Beispiel für die Grösse der Zellen bei einem normalen Herbstfrosche im Winterschlaf zu geben. 3) Dasselbe ist allerdings, da die Froschgewichte fehlen, von nur geringem Interesse.

Aus diesen Versuchen lassen sich folgende Resultate feststellen:

1. Frösche, welche eine glycogenfreie Leber haben, setzen bei Fütterung mit reinen Kohlehydraten unter günstigen Bedingungen beträchtliche Mengen Glycogen an. Dieser Befund ist, ganz abgesehen von dem gleichlautenden Bericht Aller, die glycogenfreien Säugethieren Kohlehydrate zugeführt haben, auch in Uebereinstimmung mit der von Ehrlich[1]) entdeckten Thatsache, dass in sodahaltige Zuckerlösung gesetzte Frösche Leberglycogen bilden. Worauf in diesen Fällen die Wirkung des Natriumkarbonats beruht, ist freilich räthselhaft.

2. Bei Fütterung mit reinen Eiweisskörpern lässt sich selbst im Laufe von mehreren Wochen kein beträchtlicherer Glycogengehalt in der Leber von Hungerfröschen erzielen. Unter allen angestellten Versuchen findet sich nur in Nr. 12 eine kräftige Glycogenreaction auf Jodzusatz; in Versuch 11 ist sie schwach, in den übrigen nur spurweise oder überhaupt gar nicht vorhanden. Obwohl also die Versuche dieser Reihe nicht völlig miteinander übereinstimmen, so muss man es nach ihnen doch für wahrscheinlich halten, dass die reine Eiweissfütterung auf den Glycogenansatz kaum einen Einfluss gehabt hat. Spuren von Glycogen können nie für die Existenz eines stattgehabten Ansatzes geltend gemacht werden, da die Methoden der Entglycogenung, welche angewandt wurden, beide auf absolute Sicherheit keinen Anspruch machen können; kann ja doch selbst in Fällen, in denen sich im exstirpirten Lappen kein Glycogen nachweisen lässt, in anderen Lappen, wie Erfahrungen von Wittich's beweisen, immer noch eine geringe Quantität vorhanden sein.

Es ist mir wohlbekannt, dass dieses Ergebniss im Widerspruch steht mit mehrfachen auf die Säugethiere bezüglichen Angaben. Doch lässt sich aus meinen, wie ich glaube, vorwurfsfrei angestellten Versuchen kein anderer Schluss ziehen. Dass nicht ungenügende Verdauung und Aufsaugung des verfütterten Eiweisskörpers daran die Schuld trug, lehren die nicht unbeträchtlichen Veränderungen, welche das mikroskopische Bild der Leberzelle unter dem betreffenden Regime erfuhr.

3. Die Fütterung, die aus Eiweiss und Kohlehydraten zu-

1) Frerichs: Ueber den Diabetes. Berlin 1884, S. 263.

sammen besteht, verursacht den bedeutendsten Glycogenansatz, entschieden bedeutenderen, wie die Kohlehydratfütterung allein. Es erklärt sich das vielleicht daher, dass die Thätigkeit der Zelle im Hungerzustande derart geschwächt ist, dass eine recht energische Verarbeitung von Kohlehydraten zu Glycogen nur dann stattfindet, wenn gleichzeitig durch Eisweisszuführung für den Aufbau der Zelle gesorgt wird. Eine Stütze findet diese Anschauung in der vielfach gemachten Beobachtung einer nicht unerheblichen, mit Zunahme und Differencirung des Protoplasma einhergehenden Vergrösserung der Leberzelle bei reiner Fibrinfütterung.

4. Morphologische Veränderungen der Leberzelle gehen mit der chemischen Hand in Hand.

Liess sich schon aus der chemischen Untersuchung, die für mich nur als Fingerzeig dienen sollte, eine Verschiedenheit im Einflusse der Nahrung auf den Zustand der Leber mit Sicherheit annehmen, so bestätigte das mikroskopische Verhalten derselben diese Vermuthung im weitesten Umfange.

Recapituliren wir die verschiedenen Bilder, wie sie in den Protocollen der einzelnen Versuche geschildert sind, so sehen wir, dass mehrere gesonderte Typen unterschieden werden müssen. Gehen wir von der Hunger- resp. Wärmeleber aus. Wir finden hier die Zellen ausserordentlich klein, die Grenzen derselben sind häufig schwer oder überhaupt nicht zu erkennen; die Kerne nehmen, obwohl selbst verkleinert, doch den grössten Theil der Zelle ein; der ganze übrige Zellleib ist angefüllt mit groben protoplasmatischen Massen, die hie und da eine sehr zarte Netzstructur erkennen lassen. In Chromsäure gehärtete Präparate zeigten Zellen von 17μ bis 28μ im Durchmesser, Kerne 8μ bis 12μ gross. In allen meinen Fällen war ausserordentlich viel dunkelbraunes Pigment in den Hungerlebern, eine Thatsache, die vielleicht durch reichliches Zugrundegehen von Blutkörperchen in der Leber ihre Erklärung finden könnte. Wahrscheinlicher noch wird diese Annahme dadurch, dass bei diesen Thieren durchweg eine sehr bedeutende Anämie beobachtet wurde. Mit Jod behandelt werden Präparate von Hungerlebern, die in Alkohol gehärtet wurden, gelb, woraus auf Abwesenheit von Glycogen zu schliessen ist. Kayser (l. c.) und Afanassiew (l. c.) beschreiben die Leber hungernder Hunde ganz ähnlich, letzterer giebt für die Grösse der Zellen im Maximum 15μ für den Längs-, 12μ für den Querdurchmesser an.

Ein abweichendes Aussehen haben die Präparate von Lebern, die von Fröschen stammen, welche mit Strychnin vergiftet waren. Langendorff[1]) beschreibt sie in folgender Weise: Die ganze Zelle ist von Protoplasmamassen ausgefüllt, die wahrscheinlich eine schwammige Structur besitzen. Das Protoplasma zeigt oft grobe, einander vielfach parallel gelagerte Flocken oder Fetzen, die sich mit Hämatoxylin oder ammon. Carmin stark färben und eine nach dem Gallenröhrchen gerichtete Streifung des Zellinhaltes bedingen können. Von einem feineren Netzwerk ist nichts zu bemerken.

Ganz anders gestalten sich die anatomischen Verhältnisse in der Leber, wenn man einen Frosch, der längere Zeit im Wärmekasten zugebracht hat oder mit Strychnin vergiftet wurde, einer reichlichen Fütterung unterzieht. Allerdings ist hier wesentlich zu unterscheiden, ob die Nahrung aus Eiweiss oder aus Kohlehydraten oder aus beiden Stoffen zusammen besteht.

Bei Ernährung mit Fibrin allein nimmt die Grösse der Hungerzellen zu und zwar das Protoplasma derselben sowohl wie der Kern; das erstere erhält dabei meist eine deutliche Structur, die sich durch ein mässig engmaschiges, gleichförmig die Zelle durchsetzendes Netzwerk charakterisirt; die Zellgrenzen werden deutlich, eine grössere Ansammlung von Interfilarmasse ist nicht zu erkennen. Mit Jod behandelt färben sich die Schnitte eines in Alkohol conservirten Leberstückes gelb wie bei einem hungernden Frosche. Afanassiew schildert die Leberzellen von Hunden, die mit Fibrin oder mit Fett und Fibrin gefüttert waren[2]), in folgender Weise: „Die Leberzellen eines mit Fibrin gefütterten Thieres bewahren im allgemeinen den Charakter derjenigen eines hungernden Thieres, nur sind sie wesentlich grösser, ihr protoplasmatisches Netzwerk ist nicht so engmaschig, in den Zellen wird hauptsächlich der Gehalt an feinkörnigen Eiweissstoffen reicher.

Sehr viel bedeutender ist die Veränderung der Leber nach Mast mit gemischter Nahrung. Hier tritt bei einer mächtigen Vergrösserung der ganzen Zelle eine hyaline Substanz (Interfilarmasse, Paraplasma) auf, während das Protoplasma nur spärlich vorhanden ist. Offenbar erleidet hierbei die Zelle ganz ähnliche Umwand-

1) l. c. p. 290 und die Abbildung Tafel XVIII, Fig. 5.

2) Diese Thiere waren freilich lange nicht bis zum völligen Schwund des Glycogens im Hungerzustande gehalten.

lungen, wie normaler Weise zu der Zeit, in welcher der Frosch sich nach reichlicher Nahrungsaufnahme zum Winterschlafe anschickt. Den Beschreibungen, wie sie Kayser für Säugethiere, Langley[1]) und Langendorff für den Frosch geben, ist kaum etwas zuzufügen. Bei Schnitten eines in Alkohol gehärteten Leberstückes, die in Glycerin untersucht werden, erscheinen die Zellen meist deutlich von einander abgegrenzt und scharf conturirt. Der Inhalt ist stark lichtbrechend, glasig und glänzend. Von Kern und Protoplasma ist in vielen Zellen nichts zu sehen. Mit Jod färbt sich der ganze Zellinhalt dunkelrothbraun, Kern und Protoplasma, soweit sie erkennbar werden, gelb, ebenso die Blutgefässe und ihr Inhalt. Allmählig schmilzt das Glycogen und es treten Schollen auf, die ein homogenes oder mehr körniges Aussehen haben können, bis auch sie in Lösung gehen. Gefärbte Präparate geben weitere Aufschlüsse. Die Zellen besitzen eine Hülle. Das spärliche Protoplasma bildet auch hier ein deutliches, aber viel weiteres Netzwerk, welches von einer dichteren, körnchenreichen Centralmasse aus feine, unter einander communicirende Fäden durch die homogene Interfilarmasse sendet. Die Centralmasse ist meistens, wie auch Flemming[2]) angiebt, in der nächsten Nähe des Gallenkanälchens und nicht in der Umgebung des Kerns gelegen[3]). Als maximale Grösse der Zellen wurde in meinen Versuchen 65 μ im grössten Durchmesser beobachtet. Kerne bis 16 μ [4]).

Die Ernährung mit Kohlehydraten hat fast dieselben Veränderungen in der Leber zur Folge, wie die mit gemischtem Futter,

1) Dieser hat auch die Fett- und Eiweisskörnchen eingehend berücksichtigt, die in den Zellen unter verschiedenen Bedingungen in verschiedener Reichlichkeit auftreten. Ich selbst habe aus mancherlei Gründen dies unterlassen müssen.

2) Flemming, Zellsubstanz. Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882, p. 42 ff.

3) Langendorff, der die Centralmasse früher in die Nähe des Kernes zu verlegen geneigt war, hat sich neuerdings bei Verwendung guter Fixationsmethoden ebenfalls von der Richtigkeit obiger Anschauung überzeugt. Er fasst das Andrängen des Protoplasma an den Kern, sowie auch den von ihm beschriebenen und abgebildeten „Protoplasmabart“ als Schrumpfungserscheinungen auf, die besonders in Alkohol hervortreten.

4) Von Versuch 4 muss abgesehen werden; offenbar hatte das Thier das ihm verabreichte Futter nicht verdaut, die Leber war deshalb im Zustande der Wärmeleber zurückgeblieben.

nur scheinen die Zellen weniger an Grösse zuzunehmen, ich erhielt in dem einen der beiden Versuche in maximo 40 μ im Durchmesser.

5. Ueber die Zeit des Glycogenansatzes gaben die drei letzten Versuche einige Aufschlüsse. In der Leber des Frosches 22, welcher nur 2 Tage gemischte Nahrung erhalten hatte, war Glycogen nur in kaum nachweislichen Spuren vorhanden; das morphologische Aussehen war noch völlig das einer Hungerleber. Frosch 23 wurde sieben Tage und zwar unter ungünstigen Umständen (er erbrach öfters) gefüttert. Nichtsdestoweniger zeigte die Leber bereits einen kräftigen Glycogengehalt, und auch anatomisch waren bereits alle die Erscheinungen aufgetreten, die wir als charakteristisch für den Glycogenansatz kennen gelernt haben. In noch höherem Grade gilt das von Frosch 24, der noch zwei Tage länger (9 Tage) Nahrung erhalten hatte. Doch war in allen drei Fällen das Lebergewicht noch gering, die Zellen noch recht klein.

Veränderungen, wie wir sie in der Leber von Hungerthieren und solchen, die einer Mast unterworfen wurden, kennen gelernt haben, finden sich auch unter gewöhnlichen Verhältnissen zu verschiedenen Jahreszeiten vor. Während die Froschleber im Sommer auch bei Thieren, die reichlich Nahrung aufnehmen, kaum Spuren von Glycogen zeigt und anatomisch dem oben beschriebenen Zustande der Leber im Hungerzustande ähnelt oder dem bei reiner Eiweissfütterung sich nähert, ist die Leber in den Herbstmonaten äusserst glycogenreich und gewährt dasselbe Bild, wie die eines lange mit gemischter Nahrung gefütterten Frosches. Offenbar erklärt sich der Mangel an aufgespeichertem Glycogen im Sommer dadurch, dass dasselbe gleichzeitig mit der Bildung durch die Muskelthätigkeit verbraucht wird. Umgekehrt kann es im Herbste, wo der Frosch nach reichlicher Nahrungsaufnahme den Winterschlaf beginnt, wo bei niedriger Temperatur die Muskelaction aufhört oder doch wenigstens erheblich reducirt ist, zu einer Anhäufung von Glycogen kommen.

Das sind die Ergebnisse meiner Versuche, die ich auf Veranlassung und unter Leitung von Herrn Professor Langendorff ausgeführt habe. Ich bin weit davon entfernt zu glauben, dass die aufgeworfenen Fragen durch sie eine abschliessende Beantwortung erfahren haben. Dazu wären noch eingehendere und zahlreichere Beobachtungen nöthig. Ich musste es mir wegen meines Fortganges aus Königsberg indess versagen die angefangenen Studien weiter fortzusetzen.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. IX, Figur 1—3.

Die drei Abbildungen sind von Herrn Maler Braune ausgeführt.

Vergrösserung: Hartnack Oc. IV, Obj. 8, Tubus halb ausgezogen.

Fig. 1. Wärme-Hungerfrosch. Leber in Chromsäure gehärtet. Carminfärbung.

Fig. 2. Fibrinfütterung. Chromsäure. Haematoxylin nach Friedländer[1]).

Fig. 3. Gemischte Nahrung. Sublimat. Haematoxylin nach Heidenhain.

1) Die Einzelheiten der Struktur sind hier nur in einigen Zellen wiedergegeben. Das Netzwerk ist im Lithogramm nicht zart genug wiedergegeben.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.


3 2044 081 515 074